

**Biologie und Parasitenkomplex
der Halticinen Gattung Phyllotreta**

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Fakultät für Biologie
der

Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg im Breisgau

vorgelegt von
Gisela Sommer
aus Wülfrath

1981

**Biologie und Parasitenkomplex
der Halticinen Gattung Phyllotreta**

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Fakultät für Biologie

der

Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg im Breisgau

vorgelegt von

Gisela Sommer

aus Wülfrath

1981



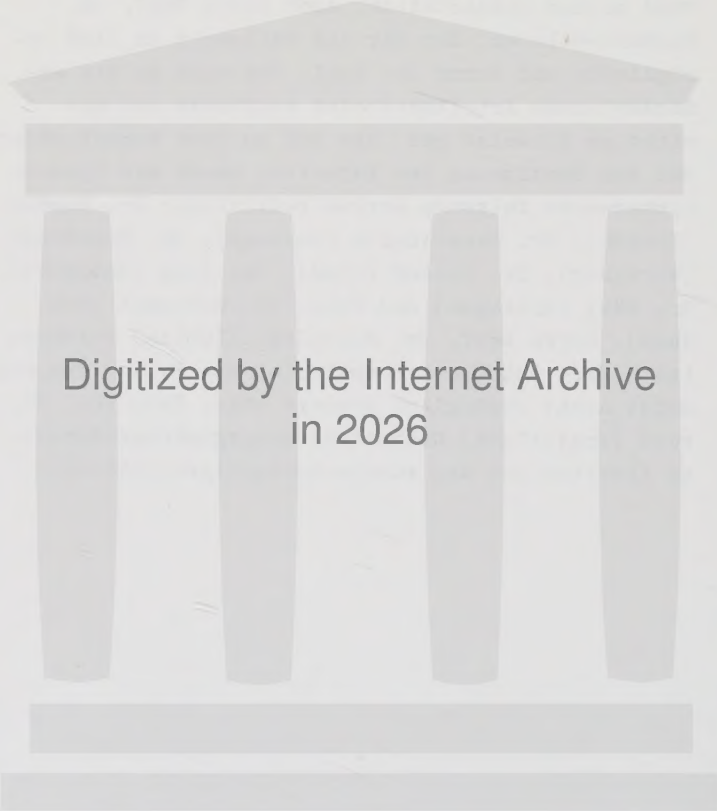
Abstract

BIOLOGIE UND PARASITENKOMPLEX DER HALTICINEN-GATTUNG PHYLLOTRETA

Bei Untersuchungen in verschiedenen Gegenden Mitteleuropas wurden folgende 8 Phyllotreta-Arten (Chrysomelidae, Halticinae) berücksichtigt: *P. armoraciae* Koch, *atra* F., *cruciferae* Goeze, *diademata* F., *nemorum* L., *nigripes* F., *undulata* Kutsch. und *vittata* F. In Labor- und Freilanduntersuchungen wurden Fragen zur Morphologie, Biologie, Ethologie und Phänologie bearbeitet. Folgende Parasiten konnten in den Imagines (I.), oberirdisch minierenden Larven (m.L.) und wurzelfressenden Larven (w.L.) nachgewiesen werden:

Nosema sp. (Microsporidia, Nosematidae)(I.), *Gregarina munieri* Labbé (Gregarinida, Gregarinidae)(I.), nicht näher bestimmte Gregarinen (m.L., w.L.), *Howardula phyllotretae* Oldham (Tylenchida, Allantonematidae)(I., w.L.), *Amphimermis elegans* Hagmeier, *Hexameris albicans* Sieb (Dorylaimida, Mermithidae)(I., m.L.), *Amphimermis* n.sp., *Psammomermis* n.sp., eine Art aus der *Hexameris brevis* Gruppe (Dorylaimida, Mermithidae)(I.), nicht näher bestimmte Mermithiden (w.L.), *Trombidium* sp. (Acari, Trombididae)(I.), *Diospilus morosus* Reinh. (Hymenoptera, Braconidae)(m.L.), eine unbestimmte Braconide (Hymenoptera, Braconidae)(m.L.), *Aneucelis brevicauda* Thomson (Hymenoptera, Ichneumonidae)(m.L.), *Phigalia soemius* Walker (Hymenoptera, Eulophidae)(m.L.), *Microctonus bicolor* Wesmael, *Microctonus* Sp.Y, *Microctonus* Sp.Z (Hymenoptera, Braconidae)(I.), *Mesochorus minutus* Szépl. (Hymenoptera, Ichneumonidae) Hyperparasit von *Microctonus* spp. (I.). Die Morphologie, Biologie und Phänologie der verschiedenen Parasitenarten sowie ihr Einfluß auf den einzelnen Wirt und die Populationsdynamik der Käfer wurden untersucht.

Herrn Prof. Dr. Osche danke ich herzlich für die Themenvergabe und die zahlreichen Anregungen während meiner Dissertation. Auch Herrn Prof. Dr. Pschorn-Walcher, der mir die Tätigkeit am CIBC ermöglichte und Herrn Dr. Carl, der mich in die erforderlichen Arbeitsmethoden einführte und mir wichtige Hinweise gab, bin ich zu Dank verpflichtet. Bei der Bestimmung der Parasiten waren mir freundlicherweise folgende Herren behilflich: Dr. Bouček (London), Dr. Haeselbarth (München), Dr. Horstmann (Würzburg), Dr. Kaiser (Graz), Dr. Papp (Budapest), Dr. Rühl (Erlangen) und Prof. Dr. Schwenke (München). Herrn Prof. Dr. Miczulski (Lublin) verdanke ich Käfer- und Parasitenmaterial aus Polen, das mir sonst nicht zugänglich gewesen wäre. Frau Ing. Bírová (Bratislava) übersetzte entgegenkommenderweise Arbeiten aus der russischsprachigen Literatur.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543125_0005

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. EINLEITUNG UND FRAGESTELLUNG	1
2. LITERATUR	3
3. MATERIAL UND METHODEN	5
3.1. Sammelgebiete	5
3.2. Sammelmethoden	5
3.2.1. Käferlarven	5
3.2.2. Imagines	7
3.3. Bestimmung der Populationsdichten	9
3.3.1. Käferlarven	9
3.3.2. Imagines	9
3.4. Haltung und Zucht	10
3.4.1. Käferlarven	10
3.4.2. Imagines	12
3.5. Präparations- und Fixierungsmethoden	14
3.6. Bestimmungsliteratur	15
4. ZUR GEOGRAPHIE, MORPHOLOGIE UND BIOLOGIE DER PHYLLOTRETA-ARTEN	16
4.1. Geographische Verbreitung und Häufigkeit	16
4.2. Morphologische Untersuchungen als Beiträge zur Differentialdiagnose der Imagines und Larven	23
4.2.1. Larven	23
4.2.2. Imagines	31
4.3. Phänologie und Biologie der Phyllotreta-Arten	56
4.3.1. Allgemeiner Überblick über den Ent- wicklungszyklus	56
4.3.2. Verlassen der Winterquartiere und Auf- suchen der Wirtspflanzen	58
4.3.3. Ernährung	65
4.3.3.1. Imagines	65
4.3.3.2. Larven	78
4.3.4. Reifung, Kopulation, Eiablage und Embryonalentwicklung	83
4.3.5. Larvalentwicklung, Verpuppung und Schlüpfen der Imagines	90

4.3.6. Generationenfolge	103
4.3.7. Aufsuchen der Winterquartiere	108
4.3.7.1. Freilandbeobachtungen	108
4.3.7.2. Laborexperimente	117
5. PARASITEN UND PARASITOIDE	129
5.1. Protozoa (Sporozoa)	129
5.1.1. Microsporidia	129
5.1.2. Gregarinida	132
5.2. Nematoda	138
5.2.1. Tylenchida (Allantonematidae)	138
5.2.2. Dorylaimida (Mermithidae)	165
5.3. Acari	172
5.4. Hymenoptera	173
5.4.1. Larvalparasiten	173
5.4.1.1. Braconidae	173
Diospilus morosus	173
Braconide II	198
5.4.1.2. Ichneumonidae	204
5.4.1.3. Eulophidae	210
5.4.2. Imaginalparasiten	222
Braconidae	222
5.4.3. Hyperparasiten	284
Ichneumonidae	284
6. BEURTEILUNG DER EIGNUNG DES PARASITENKOMPLEXES DER PHYLLOTRETA-ARTEN FÜR EINE BIOLOGISCHE SCHÄDLINGS- BEKÄMPFUNG	294
7. ZUSAMMENFASSUNG	298
8. LITERATURVERZEICHNIS	306

1. EINLEITUNG UND FRAGESTELLUNG

Die Arbeit wurde im Auftrag des Commonwealth Institute of Biological Control (CIBC) durchgeführt. Dieses Institut befaßt sich mit Grundlagenforschung zur biologischen Schädlingsbekämpfung, d.h. also der Verwendung von Lebewesen zur Verminderung von Schadorganismen. Diese Art der Bekämpfung hat den Vorteil, daß sie keine Gefahr für den Menschen darstellt, die Biozönose nicht stört, prophylaktisch ist, kaum Resistenzprobleme kennt und selbständig regulativ wirkt, sobald sich ein Gleichgewichtszustand zwischen Schädling und Gegenspielern eingestellt hat. Nachteilig wirkt sich aus, daß es oft lange dauert, bevor eine effektive Kontrolle erreicht wird, und daß eingehende Untersuchungen nötig sind, ehe mit der Bekämpfung begonnen werden kann. Außerdem lassen sich nicht bei allen Schadorganismen Feinde finden, die in geeigneter Weise einsetzbar sind. Überdies liegt das Niveau der Schädlingspopulation manchmal auch im Gleichgewichtszustand noch so hoch, daß der Ernteverlust wirtschaftlich nicht tragbar ist. Die besten Beispiele für erfolgreiche biologische Bekämpfungsmaßnahmen betreffen solche Organismen, die in einen fremden Kontinent eingeschleppt wurden und sich dort unter günstigen Bedingungen und ohne natürliche Feinde ungehemmt vermehren konnten. Die Einführung geeigneter Parasiten aus dem Ursprungsland brachte dann häufig eindrucksvolle Erfolge.

Auch bei den Erdflöhen der Gattung *Phyllotreta*, mit denen ich mich in meiner Arbeit befasse, handelt es sich um Schädlinge, die in einen anderen Kontinent, in diesem Fall von Europa nach Nordamerika, eingeschleppt worden sind. Zwar gibt es dort auch indigene Arten dieser Gattung, aber die wirtschaftlich schädlichen und zur Massenvermehrung neigenden Arten stammen aus dem eurasischen Raum. Die geringere Bedeutung der indigenen Erdflöhe könnte einerseits auf den teilweise höheren Befall durch einheimische Parasiten zurückzuführen sein, andererseits aber möglicherweise auch auf bisher noch ungeklärte Unterschiede in der Biologie

der Käfer. Meine Aufgabe war es, Untersuchungen über die Biologie der Phyllotreta-Arten in Europa durchzuführen sowie Art und Biologie ihrer natürlichen Feinde festzustellen, um so den biozönotischen Konnex und den Parasitenkomplex ermitteln zu können. Da auch Parasitenarten mit einem möglicherweise regional begrenzten Vorkommen und eventuelle geographische Biotypen erfaßt werden sollten, wurden die Untersuchungen in verschiedenen Gegenden Europas durchgeführt. Auf Grund der erhaltenen Ergebnisse sollten dann mögliche Kandidaten für eine biologische Bekämpfung der eingeschleppten Phyllotreta-Arten in Kanada vorgeschlagen werden. Bei der Erfassung der Biologie und Ökologie der Käfer und ihrer Parasiten wurden neben den praxisorientierten Untersuchungen auch zahlreiche Fragestellungen rein wissenschaftlicher Natur mit berücksichtigt.

2. LITERATUR

Da die Gattung *Phyllotreta* weltweit verbreitet ist und verschiedene Arten als landwirtschaftliche Schädlinge von Bedeutung sind, finden sich in der Literatur zahlreiche Angaben über diese Käfer. In vielen Fällen handelt es sich aber nur um kurze Pflanzenschutzberichte, in denen die befallenen Pflanzen und das Vorkommen einzelner Arten erwähnt werden. Andere Arbeiten befassen sich nur mit Teilaspekten wie Generationenzahl, Einnischung einzelner Arten, Winterquartier usw. Da ich auf diese Untersuchungen später noch in den jeweiligen Kapiteln zurückkommen werde, möchte ich an dieser Stelle nur die wichtigsten Arbeiten erwähnen. Hierzu gehören vor allem die Untersuchungen von PYATAKOVA (1928) über Biologie, Phänologie und Morphologie verschiedener *Phyllotreta*-Arten in Rußland, sowie entsprechende Arbeiten für England bzw. Deutschland von NEWTON (1928b), BÖRNER und BLUNCK (1920) und LÖTTGE (1955). Ausführliche Angaben über einzelne Teilaspekte finden sich z.B. bei KAUFMANN (1925) sowie HARUKAWA und TOKUNAGA (1938), die sich mit Winterquartier und Phänologie bzw. Morphologie und Entwicklung beschäftigt haben. Neuere ausführliche Untersuchungen liegen im wesentlichen nur aus den USA für *P. cruciferae* vor (BURGESS 1977, WESTDAL und ROMANOW 1972).

Die Literatur über die Parasiten der *Phyllotreta*-Arten ist weniger umfangreich. Die Nematoden werden in den meisten Arbeiten entweder gar nicht oder höchstens sehr kurz erwähnt. Nur OLDHAM (1933, 1935) liefert eine Beschreibung der parasitischen Formen des Tylenchiden *Howardula* und erwähnt, ebenso wie JOURDHEUIL (1960a) und KAUFMANN (1925), einige Beobachtungen über ihre Biologie. Die meisten Autoren, die sich mit den Parasiten der *Phyllotreta*-Arten beschäftigten, beschränkten sich jedoch auf die Gruppe der Hymenopteren. So findet man Angaben über die Imaginalparasiten bei SMITH (1952), KAUFMANN (1925), PYATAKOVA (1928) und JOURDHEUIL (1960a). Die beiden letztgenannten Autoren haben auch Untersuchungen an Larvalparasiten durchgeführt.

Beobachtungen über Räuber von Phyllotreta-Arten konnte ich bei GRANDI (1961), KAYASHIMA (1960), KOBAYASHI (1955), sowie bei GERBER und OSGOOD (1975) finden.

Obwohl mehrere Arbeiten über die Biologie der Käfer vorliegen, fehlt eine umfassende Untersuchung im westlichen Mitteleuropa. Außerdem liegen mehrfach Unklarheiten und Widersprüche vor, und einige Teilaspekte sind in den bisherigen Arbeiten nicht genügend berücksichtigt worden. Ähnliches gilt auch bezüglich der Parasiten. Eine eingehende Analyse des Parasitenkomplexes für Mitteleuropa fehlt völlig. Außerdem waren die Systematik, Morphologie, Wirtsspezifität und Biologie der bisher gefundenen Arten z.T. nur unvollständig bekannt. Diese offenen Fragen sind Gegenstand der vorliegenden Untersuchung.

3. MATERIAL UND METHODEN

3.1. Sammelgebiete

Um ein Bild über die Verbreitung der Parasiten innerhalb Mitteleuropas zu erhalten und eventuell auch Arten mit regional begrenztem Vorkommen sowie Biotypen erfassen zu können, wurden Käfer in verschiedenen Gegenden gesammelt. Die wichtigsten und größten Fanggebiete umfassen das südliche Rheintal und den Nordosten der Schweiz sowie das östliche Österreich. Der kontinentale Klimabereich ist durch Material aus Polen vertreten. Außerdem wurde Kärnten in die Untersuchungen mit einbezogen, da es von allen Gegenden, die für mich erreichbar waren, die kältesten Winter besitzt und damit den kanadischen Witterungsverhältnissen am nächsten kommt. Über die genaue Lage sämtlicher Untersuchungsgebiete gibt die Karte auf Seite 6 Auskunft.

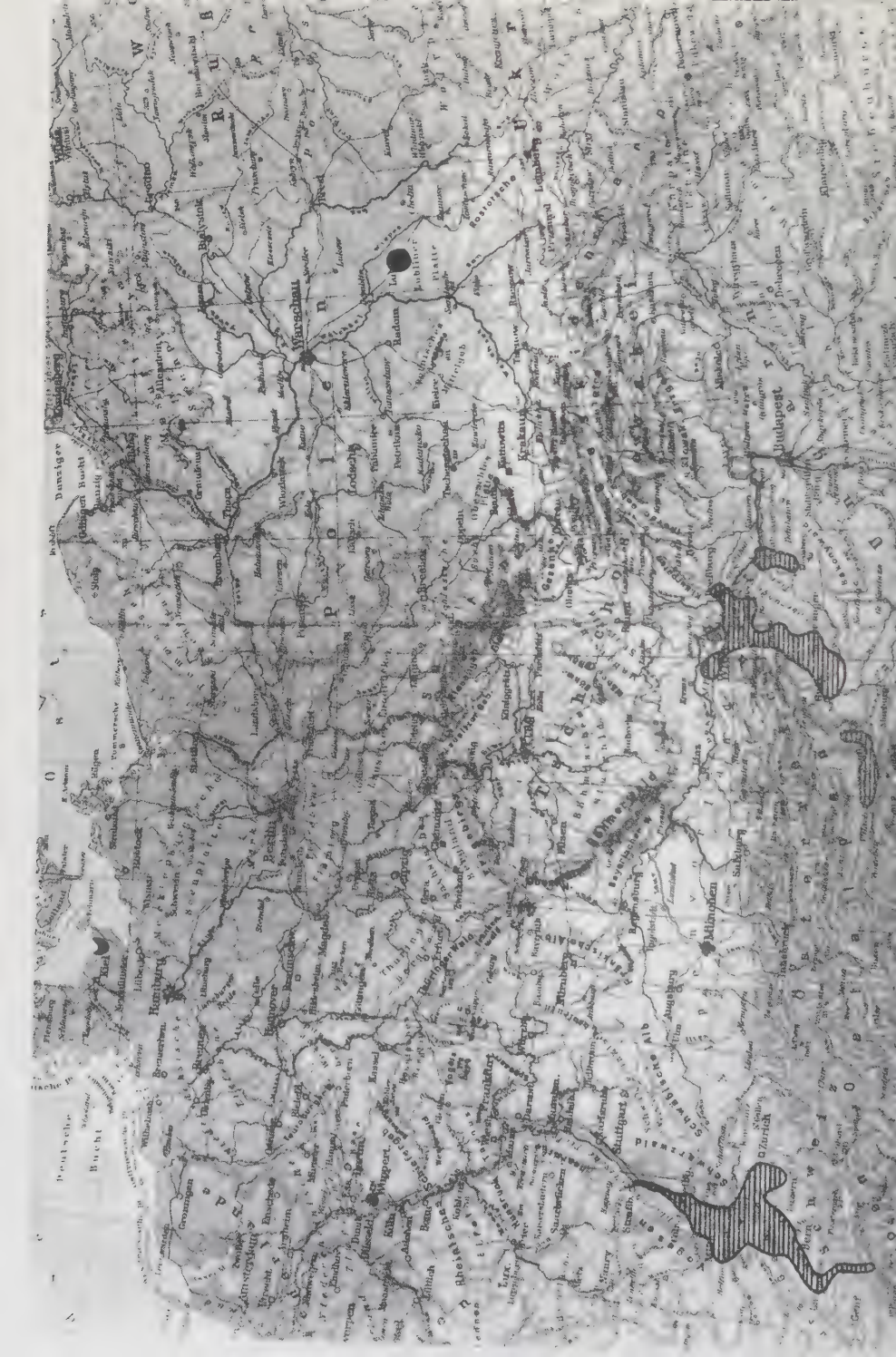
3.2. Sammelmethoden

3.2.1. Käferlarven

a) Minierende Larven:

Die blattminierenden Larven von *P. nemorum* können durch gezieltes Abpflücken der befallenen Blätter gesammelt werden, da die Minen meist schon makroskopisch gut sichtbar sind. Mit etwas Übung lassen sich die Fraßgänge der Halticinen-Larven auch leicht von denen anderer Minierer unterscheiden.

Der Befall von Meerrettich durch die stengelminierenden Larven von *P. armoraciae* ist äußerlich jedoch nur bei stärkerem Auftreten der Schädlinge sichtbar. An den Stengeln sind dann Verfärbungen sowie Fraßlöcher zu erkennen, durch die Larven sich ein- und ausgebohrt haben. In den meisten Fällen ist man aber auf zufällige Probenahmen angewiesen.



b) Im Boden lebende Arten:

Die Larven der anderen untersuchten Phyllotreta-Arten leben im Boden und ernähren sich von den Wurzeln verschiedener Kruziferen und Resedaceen. Um diese Larven zu sammeln, wurden die Pflanzen ausgegraben und zur weiteren Untersuchung ins Labor gebracht. Eine Möglichkeit, die Tiere auszusetzen, besteht darin, die Erde in einer gesättigten Salzlösung aufzuschwemmen, so daß die Insekten auf Grund des hohen Auftriebs nach oben steigen. Der Überstand wird zunächst durch ein weitmaschiges Sieb gegossen, um die gröberen Teile zurückzuhalten und anschließend durch ein sehr feines Netz abfiltriert. Den so erhaltenen Rückstand schwemmt man je nach der Zusammensetzung zunächst in einer kleineren Menge Wasser auf oder kontrolliert ihn sofort unter dem Binokular nach Insekten. Die Erde kann auch direkt ohne optische Hilfsmittel auf einem dunklen Untergrund untersucht werden, doch findet man auf diese Weise nur Puppen und größere Larven.

3.2.2. Imagines

Für den Fang der Imagines wurden verschiedene Methoden ausprobiert, die sich aber z.T. als wenig geeignet erwiesen.

Die einfache und schnelle Sammeltechnik mit Hilfe eines Netzes kann im wesentlichen nur im Spätsommer und Herbst durchgeführt werden, wenn die Erdflöhe in den Rapsfeldern zu finden sind und die Pflanzen dort eine genügende Größe erreicht haben. Im Frühjahr dagegen fressen die Käfer vor allem an Keimlingen und später im Sommer in Gärten auf Kohl und anderen angebauten Kreuzblütlern, so daß der Einsatz des Netzes kaum lohnend ist.

Eine weitere Möglichkeit, Erdflöhe zu fangen, besteht in der Verwendung von Senfölfallen. Der von mir verwendete Fallentyp ist in Abb. 1 dargestellt. Als Lockstoff wurde Allylisothiocyanat (Senföl) in 1-5% wässriger Lösung benutzt. Diese Substanz dient auch als natürlicher Lockstoff



Abb.1: Senfölfalle.

bei der Futterpflanzensuche (s.S.69). Die Flüssigkeit befindet sich entweder in einer kleinen Schale oder wird mit Hilfe eines Doctes aus einem Vorratsgefäß im Inneren der Falle hochgesaugt. Die Käfer laufen auf der Suche nach der Duftquelle unter dem Rand des durchsichtigen Kegels und durch den Trichter hindurch nach oben in die Kuppel, aus der sie nicht mehr entkommen können. Nachteilig wirkt sich aus, daß die Fallen nicht optimal wirken, wenn die Käfer das Feld schon längere Zeit besiedelt haben und sich auf den Futterpflanzen aufhalten. Außerdem sind häufige Kontrollen nötig, wenn die gefangenen Käfer für Sektionen oder zur Zucht verwendet werden sollen, da ein großer Teil in

kondensierten Flüssigkeitstropfen hängen bleibt und dadurch umkommt. Gelegentlich wandern auch Schnecken ein und verkleben die Falle.

Ebenfalls nur begrenzt anwendbar sind die großen, nach dem Staubsauger-Prinzip funktionierenden Fanggeräte, die im Handel angeboten werden. Die Nachteile dieser Apparate liegen einerseits darin, daß sie sich alleine nur schlecht handhaben lassen. Andererseits sind die Geräte lediglich bei großer Populationsdichte der Erdflöhe und bei warmer Witterung wesentlich wirkungsvoller als der Fang mit dem Hand-Aspirator. Bei kälterem Wetter oder bei Wind dagegen, wenn die Käfer sich z.T. auf der Unterseite der Blätter aufhalten und nur wenig springen, reicht die Saugkraft nicht aus, um sie vom Untergrund loszureißen. Deshalb wurde in den meisten Fällen der kleine Aspirator benutzt, bei dem die Käfer einzeln mit Hilfe der Atemluft angesaugt werden. Mit etwas Übung und unter günstigen Bedingungen kann man auf diese Weise bis zu 2000 Käfer/Std. fangen.

3.3. Bestimmung der Populationsdichten

3.3.1. Käferlarven

Als Vergleichszahl für die Populationsmessung bei den minierenden Larven wurde diejenige Anzahl Individuen gesetzt, die pro halbe Stunde gesammelt werden konnte. Vor allem in Ruderalbiotopen, in denen die Verteilung und der Befall der Pflanzen sehr ungleichmäßig sind, ist diese Methode am einfachsten und besten durchzuführen.

Bei den bodenlebenden Larven waren meist nur so wenige Individuen vorhanden, daß auf genauere Zählungen verzichtet wurde.

3.3.2. Imagines

Für die vergleichende Messung der Populationsdichten kommen mehrere Methoden in Frage, deren Brauchbarkeit aber sehr

unterschiedlich ist.

Als ungeeignet erwies sich die Wiederfangmethode, da selbst in einem kleinen isolierten Areal ein zu geringer Prozentsatz an markierten Käfern wiedergefunden wurde. Auf größeren Flächen ist diese Methode schon alleine vom Zeitaufwand her nicht durchführbar.

Eine Kontrolle mit gelbgestrichenen Leimtafeln, wie sie für andere Rapsinsekten durchgeführt wird (GÖRLITZ 1959, BONNE-MAISON 1965), ist zwar möglich, hat jedoch folgende Nachteile: Um genügend Material zu erhalten, müssen die Fallen meist längere Zeit auf dem Feld bleiben, da sie nur während der Dispersionsflüge der Käfer genügend wirken. In diesem Zeitraum sollten die Gelbtafeln ständig kontrolliert und erneuert werden, da die Käfer nach einer Weile nur noch schwer zu identifizieren sind und die Flächen von verschiedenen anderen Insekten völlig bedeckt werden. Dies ist aber aus zeitlichen Gründen an entfernteren Fundorten kaum möglich. Auch die Berücksichtigung der Witterungsverhältnisse, die die Aktivität der Käfer und damit das Fangergebnis beeinflussen, stößt auf Schwierigkeiten. Ähnliches gilt auch für Populationsmessungen mit Hilfe von Senfölfallen, die ebenfalls in den meisten Fällen über längere Zeit hinweg eingesetzt werden müssen.

Als einfachste und am besten durchzuführende Methode erwies sich der Vergleich zwischen den Käferzahlen, die während eines bestimmten Zeitraumes mit Hilfe des Aspirators oder Netzes gefangen werden konnten. Bei ähnlicher Wetterlage und demselben Fänger ergaben sich gut vergleichbare Ergebnisse.

3.4. Haltung und Zucht

3.4.1. Käferlarven

Die Zucht der blatt- bzw. stengelminierenden Larven von *P. nemorum* und *P. armoraciae* wurde in durchsichtigen Plastikdosen durchgeführt, die mit einem Gaze-Deckel verschlossen waren (Abb.2). Der angefeuchtete Sand am Boden des Gefäßes



Abb.2: Gefäß für die Haltung der Larven
und Imagines von *Phyllotreta* spp.

wirkt einer Austrocknung entgegen und dient als Verpuppungssubstrat für Käfer und Parasiten. Gleichzeitig bildet er den Lebensraum für die Mermithidenlarven, wenn diese ihre Wirte verlassen, um sich zu adulten Nematoden weiterzuentwickeln. Als Nahrung wurden Senf- und Meerrettichblätter verwendet, deren Stengelbasis mit einem feuchten Tuch umwickelt war. Dies ist günstiger als die Benutzung von Wassergläsern, denn die verpuppungsbereiten Larven zwingen sich häufig auch durch dichte Zellstoff- und Watteverschlüsse hindurch und ertrinken in den Gefäßen. Beim Futterwechsel genügt es, ein frisches Blatt hineinzulegen, da die Käferlarven überwandern, sobald die Nahrung knapp wird.

Die Laborzucht der bodenlebenden Phyllotreta-Arten wurde auf folgende Weise durchgeführt: Als Gefäße dienten schwarz angestrichene Petrischalen von 5 cm Durchmesser und 1,5 cm Höhe. Es ist wichtig, daß lichtundurchlässige Behälter verwendet werden, da die Larven nur bei Dunkelheit zur Ruhe kommen und mit der Nahrungsaufnahme beginnen. Der Boden der Schale war mit schwarzem Filterpapier bedeckt, das zur Feuchtigkeitsregulation dient und gleichzeitig die Wasserversorgung der Futterpflanzen gewährleistet. Die dunkle Farbe erleichtert das Auffinden der weißlichen Larven. Als Nahrung dienten ganz junge Rapssämlinge, die in feuchten Kammern zum Keimen gebracht worden waren. Pro Schale genügen je nach Zahl und Alter der Larven 1-2 Pflanzen, die von Zeit zu Zeit erneuert werden müssen. Die Rapskeimlinge waren von einer weiteren Lage Filterpapier bedeckt. Die geschlossenen Schalen wurden zwischen den Kontrollen in einer feuchten Kammer aufbewahrt.

3.4.2. Imagines

a) Massenhaltung:

Für die Haltung der Imagines eignen sich die gleichen Behälter, die schon bei den blattminierenden Larven beschrieben worden sind (Abb.2). Wenn tägliche Kontrollen, z.B. über das Erscheinen von Parasitenlarven durchgeführt werden sollten, wurden Dosen mit abnehmbarem Boden verwendet (Abb.3).

Für sehr große Populationen eignen sich auch Holzkäfige, wie sie Abb. 4 zeigt. Sie bieten den Vorteil, daß die Futtererneuerung einfacher ist, und daß der Sand sich leicht auswechseln läßt, da der Boden abgenommen und ausgetauscht werden kann.

Als Futter dienten Kohl- und Meerrettichblätter sowie junge Kohl- und Rapspflanzen.

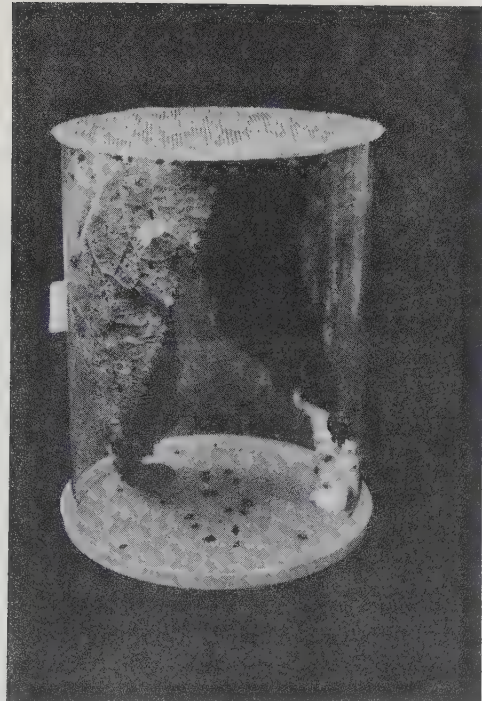


Abb.3: Gefäß für die
Haltung von
adulten Erdflöhen.

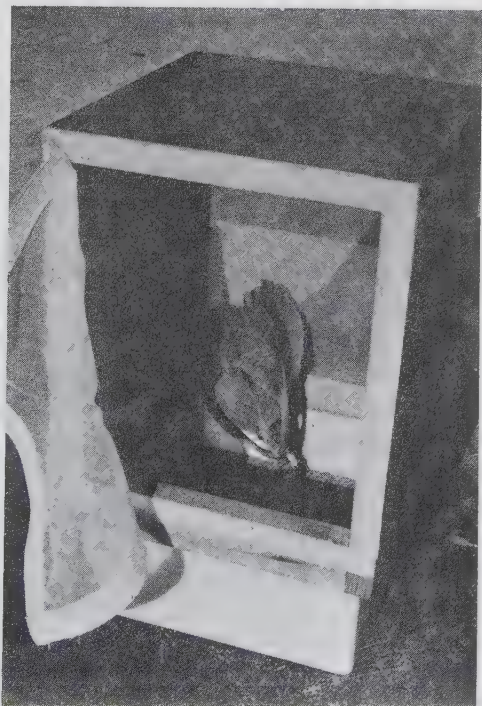


Abb.4: Käfig für die
Haltung von
adulten Erdflö-
hen.

b) Einzelhaltung

Für die Einzelhaltung, die z.T. zur Kontrolle der Eiablage eines ♀ nötig war, wurden Glasröhrchen von 10 cm Länge und 2,5 cm Durchmesser verwendet, die mit perforierten Korkstopfen verschlossen waren. Als Futter wurden Rotkohlblätter benutzt, die gleichzeitig als Feuchtigkeitsspender und Eiablagesubstrat dienten. Diese Kohllart erwies sich aus folgendem Grund als besonders geeignet: Da die Gelege der Käfer bevorzugt in Blattritzen oder zwischen Gefäßwand und Blatt zu finden sind, heben sich die gelblichen Eier bei Verwendung von Rotkohl deutlich gegen den dunklen Untergrund ab. Weitere spezielle Methoden der Käferhaltung, wie z.B. die Überwinterung, werde ich unter den jeweiligen Kapiteln genauer behandeln. Das gleiche gilt auch für die besonderen Zuchtmethoden der einzelnen Parasiten-Arten.

3.5. Präparations- und Fixierungsmethoden

Da während des Sommers aus zeitlichen Gründen nicht alle Käferlarven und Imagines sofort seziiert werden konnten, wurde ein großer Teil zunächst in der Tiefkühltruhe eingefroren. Durch diese Konservierungsmethode werden sowohl die Organe der Käfer als auch die Endoparasiten in relativ gutem und natürlichem Zustand erhalten. Will man aber Zeichnungen von Eiern oder inneren Organen von Parasiten anfertigen, so empfiehlt es sich, frisches Material zu verwenden und die Käfer gleich nach dem Töten in 0,9%-NaCl Lösung zu sezieren. Hymenopterenlarven und Nematoden wurden dann für die Anfertigung von Zeichnungen durch Hitze paralytisiert oder fixiert. Wenn Nematoden zu einem späteren Zeitpunkt untersucht werden sollten, wurden sie in ungefähr 60° heißem 4% Formalin fixiert und anschließend in einer Lösung dergleichen Konzentration aufbewahrt. Für die mikroskopischen Dauerpräparate von Nematoden verwendete ich die Einbettung in Glycerin (SOUTHEY 1970). Als Fixierungsmittel für die Gregarinen wurde eine gepufferte 5% Glutaraldehydlösung benutzt (Phosphatpuffer vom

pH 7,4). Schon die Sektion der Käfer sollte möglichst in dieser Flüssigkeit vorgenommen werden. Nach einer Fixierungsdauer von ungefähr 2 Std. und anschließendem Spülen in Puffer wurden die Gregarinen bei Kühlschranktemperatur in einer Mischung aus Puffer und wenigen Tropfen Glutaraldehyd aufbewahrt. Alle Lösungen sollten gekühlt verwendet werden (RÜHL, persönliche Mitteilung).

Wenn Kutikulastrukturen, wie Genitalien oder Kopfskelett, der Käfer bzw. Parasiten untersucht werden sollten, wurden die Objekte in KOH oder Milchsäure gekocht und anschließend zunächst in Wasser untersucht oder sofort für Dauerpräparate in Polyvinylactophenol eingebettet.

3.6. Bestimmungsliteratur

Für die Bestimmung der adulten Erdflöhe benutzte ich die folgende Literatur: HEIKERTINGER F.(1941): Bestimmungstabelle der paläarktischen Phyllotreta-Arten sowie FREUDE, HARDE, LOHSE (1966): Die Käfer Mitteleuropas, Band 9. Die Vorteile des Schlüssels von HEIKERTINGER liegen in der Genauigkeit und in den ausführlichen Beschreibungen. Da aber alle paläarktischen Arten berücksichtigt sind, ist die Bestimmung komplizierter und langwieriger. Dagegen eignet sich der Schlüssel von FREUDE, HARDE und LOHSE eher für eine schnelle Orientierung, da er nur die Arten Mitteleuropas enthält. Die Abbildungen von Aedeagi und Flügelzeichnungen bieten gute Hilfen für die Bestimmung. In diesem Werk sind aber leider Varietäten nicht genügend berücksichtigt worden, so daß gelegentlich Fehlbestimmungen vorkommen können; auch ist ein Teil der Angaben über die Phänologie der Arten falsch.

4. ZUR GEOGRAPHIE, MORPHOLOGIE UND BIOLOGIE DER PHYLLOTRETA-ARTEN

4.1. Geographische Verbreitung und Häufigkeit

Die Käfergattung *Phyllotreta* gehört zu den *Halticinae*, einer Unterfamilie der *Chrysomelidae*. Die *Halticini* besitzen ein gutes Sprungvermögen, das sich schon morphologisch in den stark verdickten Hinterschenkeln zeigt und zu dem Trivialnamen 'Erdflöhe' geführt hat. Die Unterfamilie umfaßt kleine bis mittelgroße Arten, die als Phytophagen meist auf Kräutern und ganz selten auf Sträuchern oder Bäumen leben. Während die Imagines immer frei auf den Blättern zu finden sind, fressen die Larven z.T. an Wurzeln oder minieren in verschiedenen Organen der Pflanzen. Die Gattung *Phyllotreta*, die mit verschiedenen Arten weltweit verbreitet ist, kommt in Mitteleuropa mit insgesamt 24 Spezies vor. Während einige dieser Arten nur lokal auftreten, haben andere ein großes Areal, das sich bis weit in den asiatischen Raum erstrecken kann (Tabelle 1).

In meinen Untersuchungsgebieten habe ich auf kultivierten Kreuzblütlern während des Beobachtungszeitraums vom Herbst 1974 bis zum Herbst 1977 die folgenden 14 Arten gefunden:

Häufige Arten

<i>armoraciae</i>	Koch
<i>atra</i>	F.
<i>cruciferae</i>	Goeze
<i>diademata</i>	F.
<i>nemorum</i>	L.
<i>nigripes</i>	F.
<i>undulata</i>	Kutsch.
<i>vittata</i>	F.

Seltene Arten

<i>aerea</i>	All.
<i>consobrina</i>	Curt.
<i>dilatata</i>	Thoms.
<i>flexuosa</i>	Ill.
<i>ochripes</i>	Curt.
<i>vittula</i>	Redt.

Die seltenen Arten wurden nur in geringer Anzahl und z.T. nur in Einzelexemplaren gefangen. Einige von ihnen haben als Hauptwirtspflanzen Kreuziferen, die nicht kultiviert werden (*P. dilatata*, *flexuosa*, *ochripes*) oder Pflanzen, die nicht zu den Kreuzblütlern gehören (*P. vittula* auch auf Gräsern).

Tabelle 1 : Geographische Verbreitung der von mir untersuchten Phyllotreta-Arten

[illegible]

Wie die Tabelle 1 zeigt, besitzen die meisten der von mir gefundenen Arten ein sehr weites Verbreitungsgebiet, das sich manchmal über ganz Europa und Asien erstreckt. Einige dieser Arten, nämlich *P. aerea*, *armoraciae*, *cruciferae* und *vittata*, wurden in die USA und Kanada eingeschleppt, wo sich *P. cruciferae* und *vittata* zu wichtigen Schädlingen entwickelten. Die Angaben über die Verbreitung der Käfer sind aus einer Vielzahl von Veröffentlichungen zusammengestellt worden, die hier nicht alle zitiert werden können. Ich möchte daher im folgenden nur die fünf wichtigsten Quellen erwähnen: HEIKERTINGER (1941), PARAMONOV (1953), LIPA (1974), WARCHALOWSKI (1973 und 1974a).

In der Literatur findet man sehr unterschiedliche Angaben bezüglich der relativen Häufigkeit der sympatrisch und syntop an angebauten Kruziferen vorkommenden Arten. Die meisten Berichte aus dem Osten, d.h. von Rußland bis Ostdeutschland, stimmen darin überein, daß *P. atra* und *cruciferae* die dominierenden Arten sind, die bis zu 95% der Gesamtfänge ausmachen können (SACHAROV 1915, HÄRDTL 1952, LÖTTGE 1955, BREMER, 1940, EICHLER und MÜLLER 1949). Aus England dagegen liegen unterschiedliche Zahlenangaben vor. Während laut NEWTON (1928b) je nach Fundort *P. atra* oder *P. nigripes* überwiegen, dicht gefolgt von *P. cruciferae*, haben HADDOCK (1945) und MC MAHON (1942) bei ihren Untersuchungen vor allem *P. undulata* gefunden. Zwei Berichten aus der Schweiz zufolge sind dort *P. atra* bzw. *cruciferae* und *P. undulata* ungefähr gleich stark vertreten (KLÖTI-HAUSER 1923, GÜNTART 1949).

Die prozentualen Zahlenverhältnisse derjenigen Arten, die ich in meinen Untersuchungsgebieten auf angebauten Kruziferen gefunden habe, sind in der Tabelle 2 dargestellt. Die Daten aus Schleswig-Holstein, Nordrhein-Westfalen und Lublin (Polen) werden in der Liste nicht zahlenmäßig aufgeführt, da weniger als 3 Fundorte oder 500 Käfer untersucht wurden und die Werte deshalb kaum als repräsentativ anzusehen sind. Ich möchte darum nur erwähnen, daß *P. undulata*, *atra* und *nemorum* in allen 3 Gebieten vertreten waren. In Schleswig-Holstein kamen außerdem noch *P. cruciferae*, *nigri-*

Tabelle 2 : Prozentualer Anteil der verschiedenen Phyllotreta-Arten
in den untersuchten Gebieten

Region Phyllotreta Art	Österreich/ Steiermark	Österreich/ Kärnten	Österreich/ Wiener Becken, Neusiedler See	Süd-Elsaß	Südliches Rheintal, rechts- rheinisch	Schweiz/ Jura	Schweiz/ Mittel- land
atra	31,8	13,4	65,9	26,9	15,8	16,9	1,2
cruciferae	1,8	18,7	16,7	7,3	2,2	0,9	4,8
diademata	2,5	0,9	4,3	5,1	7,0	0,9	0,3
nigripes	0,1	4,5	5,6	3,9	1,3	1,7	0,1
undulata	60,4	57,7	7,3	56,1	66,1	68,4	84,6
vittata	3,4	4,8	0,2	0,7	7,7	11,2	9,1
Anzahl	3530	850	1720	3640	3063	1293	1839

pes und armoraciae vor, in Polen *P. vittata* und *nigripes* und in Nordrhein-Westfalen *P. armoraciae*. Die Daten für Kärnten beruhen, im Gegensatz zu denen aus anderen Gegenden, ausschließlich auf Frühjahrsfängen, wobei berücksichtigt werden muß (siehe später), daß der Zeitpunkt des Fangs einen Einfluß auf das Zahlenverhältnis der Arten haben kann.

In den drei österreichischen und den zwei schweizerischen Gebieten sowie im Elsaß und dem Rheintal war *P. undulata* in den meisten Fällen die dominierende Art. Mit relativen Häufigkeiten von maximal 70% lag sie in sechs der sieben Gebiete an erster Stelle. In der Gegend des Wiener Beckens war dagegen *P. atra* am zahlreichsten vertreten. Die Art stellte in den meisten anderen Gebieten den zweitgrößten Anteil der Käfer. Dieser Platz wurde aber auch gelegentlich von *P. vittata* und *cruciferae* eingenommen, deren relative Häufigkeit sehr variabel war und zwischen den Positionen 2-6 schwankte. *P. diademata* und *nigripes* lagen dagegen immer am Ende der Häufigkeitsskala auf den Plätzen 4-6 (Tabelle 3).

Tabelle 3 : Dominanz der Phyllotreta-Arten

Phyllotreta Art	Fanggebiete						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>atra</i>	2	3	1	2	2	2	4
<i>cruciferae</i>	5	2	2	3	5	5/6	3
<i>diademata</i>	4	6	5	4	4	5/6	5
<i>nigripes</i>	6	5	4	5	6	4	6
<i>undulata</i>	1	1	3	1	1	1	1
<i>vittata</i>	3	4	6	6	3	3	2

1 - 6 = Platzziffer (nach Häufigkeit, 1 = häufigste Art)

I = Steiermark II = Kärnten III = Wiener Becken

IV = Elsaß V = Rheintal, rechtsrheinisch VI = Schweizer Jura VII = Schweizer Mittelland

Schlüsselt man die Ergebnisse danach auf, an wieviel der 58 größeren Fundorte die einzelnen Arten vertreten waren, so liegen *P. undulata* und *atra* ebenfalls an der Spitze (Tabelle 4). Aber auch *P. vittata* und *diademata* kamen noch an mehr als der Hälfte aller Fundstellen vor, wenn sie auch bezüglich der Individuenzahl nicht so stark ins Gewicht fallen.

Tabelle 4 : Konstanz verschiedener Phyllotreta-Arten

Art	Anzahl Fundorte mit diesen Arten
<i>atra</i>	52
<i>cruciferae</i>	35
<i>diademata</i>	44
<i>nigripes</i>	25
<i>undulata</i>	57
<i>vittata</i>	45

P. armoraciae und *nemorum* wurden nicht in die Berechnung der prozentualen Artenanteile bzw. Fundorte mit einbezogen, weil sich aus folgenden Gründen ein falsches Bild der Häufigkeit ergeben hätte: Da *P. armoraciae* monophag ausschließlich an Meerrettich frisst und diese Pflanze nur an einigen Fundorten vorkam, hätten nur wenige Werte berücksichtigt werden können. Andererseits kann diese Art aber auf Meerrettich bis zu 70% der Gesamtzahl an Käfern ausmachen. *P. nemorum* wurde nicht mit einbezogen, da diese Käfer schon im Sommer ihre Winterquartiere aufsuchen und deswegen in allen Herbstfängen fehlen. Berücksichtigt man aber nur diejenigen Werte, die während des Frühjahrs und Sommers gewonnen wurden, so ergibt sich eine relative Häufigkeit von weniger als 10%. *P. nemorum* kann allerdings in Ruderalbiotopen auf Senf gelegentlich die dominierende Art sein.

Anders als im östlichen Verbreitungsgebiet, aber ähnlich wie in einigen Teilen von England, überwiegt also in meinen Untersuchungsgebieten die Art *P. undulata*. Solche Vergleiche

sind aber nur begrenzt gültig, solange keine zusätzlichen Informationen darüber vorliegen, wie die jeweiligen Werte ermittelt wurden. Die Zahlenverhältnisse können nämlich an verschiedenen benachbarten Fundorten sowie in Abhängigkeit von Wirtspflanzen und Jahreszeit stark schwanken (JOURDHEUIL 1960b, NEWTON 1928b, HADDOCK 1945). Selbst an denselben Fundorten können von Jahr zu Jahr oder zu verschiedenen Zeiten eines Jahres große Unterschiede auftreten. Ein Beispiel für die Änderung der relativen Häufigkeit der einzelnen Arten im Verlauf der Vegetationsperiode bieten die Werte aus dem Großraum Freiburg i.B. Dort bestand im Sommer auf Rettich, Radieschen und Kohl eine andere Artenzusammensetzung als im Herbst auf Raps.

Tabelle 5 : Prozentuale Häufigkeit verschiedener Phyllo-treta-Arten in demselben Gebiet während der Sommer und Herbstmonate

Art	Sommer	Herbst
atra	30,3	3,9
cruciferae	4,5	0,9
diademata	5,4	4,6
nigripes	4,5	0,1
undulata	53,9	80,8
vittata	1,5	9,7

Anzahl untersuchter Käfer : 5332

Will man gültige Aussagen über die Zahlenverhältnisse der einzelnen Arten machen, so sollte man also außer vielen verschiedenen Fundorten auch unterschiedliche Futterpflanzen und Jahreszeiten berücksichtigen.

4.2. MORPHOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ALS BEITRÄGE ZUR DIFFERENTIALDIAGNOSE DER IMAGINES UND LARVEN

Da schon von verschiedenen Autoren (NEWTON 1928b, HARUKAWA und TOKUNAGA 1938, WESTDAL und ROMANOW 1972, PYATAKOVA 1928) Beschreibungen und Zeichnungen über die allgemeine Morphologie der Larven oder Imagines vorliegen und da solche Untersuchungen die Fragestellung meiner Arbeit nicht unmittelbar betreffen, möchte ich an dieser Stelle nur auf einige Aspekte eingehen, die für die Bestimmung der Larven oder Imagines von Bedeutung sind, aber bisher nicht genügend berücksichtigt wurden. Bei den Larven verwendete ich für meine Untersuchungen nur Individuen, die aus Eiern schlüpften, die im Labor von einzeln gehaltenen ♀♀ abgelegt worden waren, so daß die Artzugehörigkeit der Larven eindeutig feststeht.

4.2.1. Larven

Bei den Jugendstadien der Phyllotreta-Arten handelt es sich um den Typ der langgestreckten, schlanken Käferlarve wie er in Abb. 133 am Beispiel von *P. nemorum* dargestellt ist. Für die systematische Einordnung sind vor allem die Morphologie und Behaarung der Analschilder von Bedeutung. Beschreibungen und Zeichnungen ihrer Struktur für einzelne Arten findet man z.B. bei NEWTON (1928b), PYATAKOVA (1928), BÖRNER und BLUNCK (1919 und 1920), ROSTRUP und THOMSON (1931) sowie HARUKAWA und TOKUNAGA (1938). Bezüglich der Zahl und Anordnung der größeren Borsten ergeben sich in den meisten Fällen Übereinstimmungen zwischen den Ergebnissen der obengenannten Autoren und meinen Beobachtungen. Die kleineren Strukturelemente wurden aber, außer bei BÖRNER und BLUNCK (1919 und 1920), in diesen Arbeiten zum größten Teil nicht berücksichtigt. Oft wurden zudem Larven verschieden alter oder unbekannter Stadien untersucht. Aus diesen Gründen und da noch nicht alle Arten beschrieben worden sind und außerdem keine zusammenfassende Darstellung sämtlicher bisher bekannter Larventypen vorliegt, habe ich die von mir oder anderen Autoren untersuchten Vertreter der Gattung auf den folgenden Seiten zusammengestellt. Die Abb. 5 zeigt den Typus der Analschildbehaarung, der für

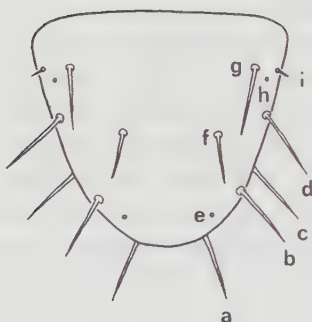


Abb.5: Analschild von *Phyllotreta* sp.

die Gattung *Phyllotreta* charakteristisch ist. Die Strukturen a-i sind bei allen Arten, wenigstens in der L_3 , vorhanden. Während aber die Borsten a-d und g keinen starken Größenschwankungen unterliegen, können f und i sehr verschiedene Längen erreichen und damit zur Artunterscheidung herangezogen werden. Als Bestimmungsmerkmale sind außerdem noch Kutikulastrukturen, zusätzlich auftretende Borsten, sowie Vertiefungen und Anhänge des Analschildes von Bedeutung.

Wie ich bei allen untersuchten Arten feststellen konnte, ändert sich die Beborstung des Analsegmentes im Laufe der Entwicklung. Während die Strukturen a-d und e-h immer vorhanden sind, fehlt die Borste i im ersten Larvenstadium. Auch zusätzliche Strukturen, die bei der L_3 vorkommen, können fehlen der L_1 noch. Die Junglarven besitzen also wesentlich weniger Merkmale, die zur Bestimmung der Artzugehörigkeit herangezogen werden können. Das zweite Larvenstadium stimmt morphologisch gewöhnlich mit der L_3 überein, aber Borsten, die zur

variablen Gruppe gehören, können auch der L_2 gelegentlich noch fehlen.

Im allgemeinen gelingt es gut, die letzten Larvenstadien (L_3) der einzelnen Phyllotreta-Arten voneinander zu unterscheiden. Im Fall von *P. cruciferae* und *P. atra* sollen nach BÖRNER und BLUNCK (1919) und NEWTON (1928b) jedoch keine strukturellen Differenzen bestehen. Bei der L_1 , die mir als einziges Stadium von *P. cruciferae* zur Verfügung stand, konnte ich ebenfalls keine Unterschiede zu *P. atra* feststellen. Vergleicht man aber die Zeichnungen von WESTDAL und ROMANOW (1972), die das Analschild einer L_3 von *P. cruciferae* aus Kanada darstellen, so findet man Abweichungen zur Morphologie von *P. atra/cruciferae* aus Europa. Einerseits ist die Borste i bei WESTDAL und ROMANOW (1972) in der gleichen Länge wie die Strukturen a-d dargestellt, während anderseits die vier zusätzlichen Borsten am cranialen Ende des Analschildes fehlen. Ob sie nicht eingezeichnet wurden, weil sie z.T. relativ klein sein können oder weil sie tatsächlich nicht vorhanden sind, bleibt offen. Außer der Struktur des Analsegmentes gibt es noch einige makroskopisch auffallende Merkmale, durch die einzelne Arten charakterisiert werden. So sind z.B. die blattminierenden Larven von *P. nemorum* orangegelb gefärbt, während die Jugendstadien aller anderen Arten, die durch ihre Lebensweise im Boden oder in Blattstielen dem Licht weniger ausgesetzt sind, eine milchig weiße Färbung besitzen. Weiterhin kann man zwei Typen hinsichtlich der Körpergestalt unterscheiden. Bei den als Imagines gelben Arten *P. vittata*, *undulata*, *armoraciae* und *nemorum* treten gedrungene, raupenartig wirkende Larven auf, während bei den schwarzen Arten *P. nodicornis*, *nigripes*, *atra* und *cruciferae* schlankere, eher an Elateridenlarven erinnernde Formen vorkommen.

Auf einige weitere Aspekte der Morphologie, die eng mit der Entwicklung zusammenhängen, werde ich noch im Kapitel 4.3.5. zurückkommen.

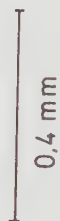
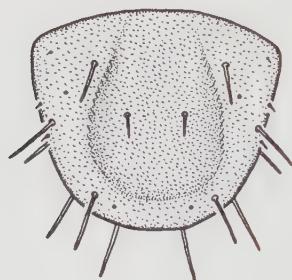


Abb.6: *Phyllotreta armoraciae*.

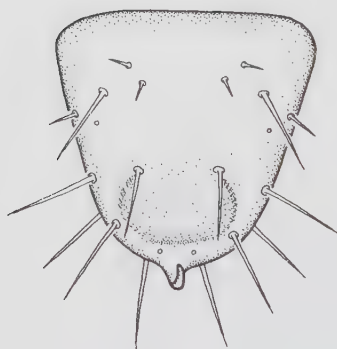


Abb.7: *Phyllotreta atra*.

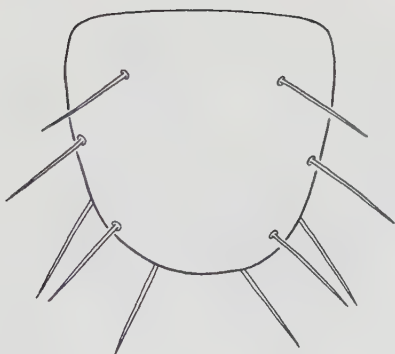
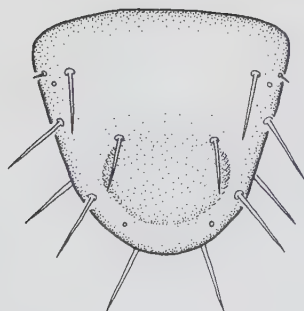
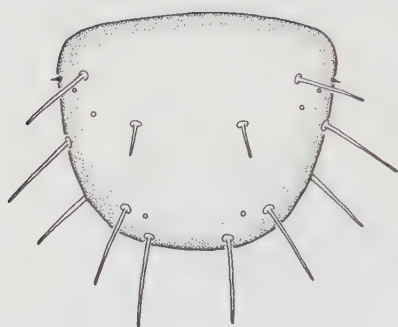


Abb.8: *Phyllotreta consobrina* (Junglarve)
(Nach NEWTON 1928b).



0,3 mm

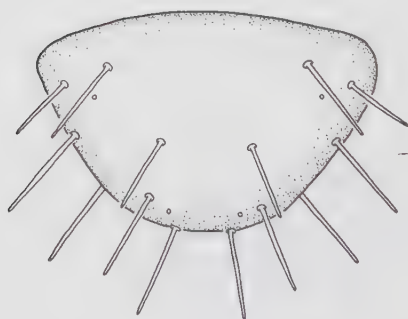
Abb.9: *Phyllotreta diademata*.



0.3 mm

Abb.10: *Phyllotreta nemorum*.

Die zweite Borstenbasis zwischen Borste g und d ist nicht immer vorhanden.



0.3 mm

Abb.11: *Phyllotreta nigripes*.

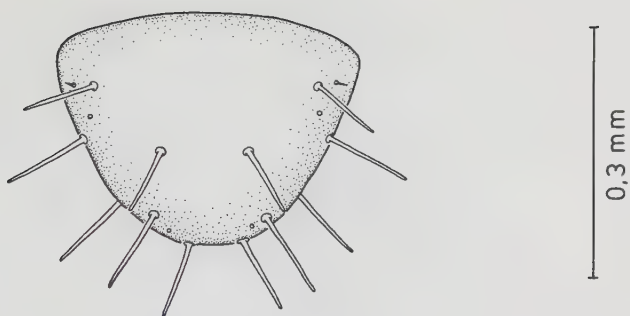


Abb.12: *Phyllotreta nodicornis*.

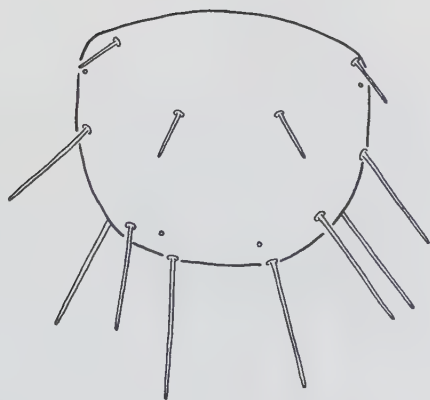


Abb.13: *Phyllotreta ochripes*.
(Nach BÖRNER und ELUNCK 1919).

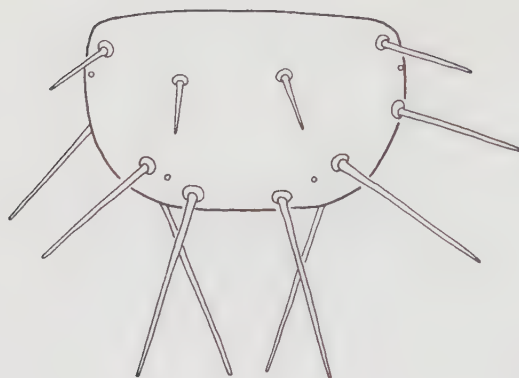
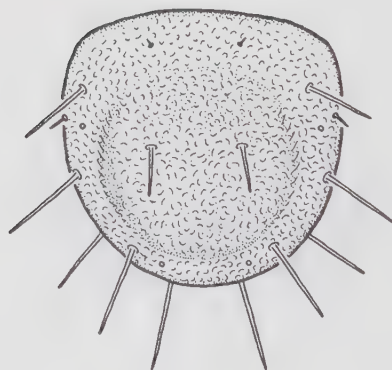


Abb.14: *Phyllotreta tetrastigma*.
(Nach BÖRNER und BLUNCK 1919).



0,3 mm

Abb.15: *Phyllotreta undulata*.
Die kleinen Borsten am oberen Rand
sind nicht bei allen Individuen vorhanden.

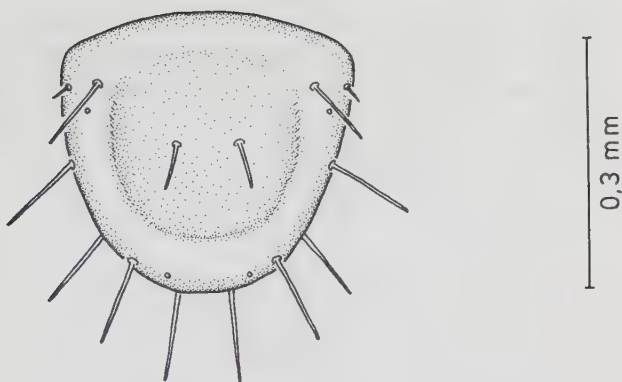


Abb.16: *Phyllotreta vittata*.

4.2.2. Imagines

Die Käfer der *Phyllotreta*-Arten lassen sich im allgemeinen schon nach äußeren Merkmalen und ohne Genitalpräparation bestimmen. Innerhalb der Gattung kann man 2 Typen unterscheiden, die durch einfarbige oder gelbgestreifte bzw. gelbgefleckte Elytren gekennzeichnet sind (Abb.66 und 80). Weitere wichtige Bestimmungsmerkmale betreffen die Größe der Käfer, die Färbung von Fühlern, Beinen, Halsschild und Elytren, die Punktierung von Kopf- und Körperoberfläche, sowie die Form der gelben Flügelzeichnung. Diese äußeren Merkmale sind aber teilweise variabel, so daß einzelne abweichend gefärbte Individuen auftreten können. In solchen Zweifelsfällen wird erst eine Genitalpräparation eine definitive Entscheidung über die jeweilige Artzugehörigkeit bringen. Eine endgültige Klärung ist aber z.T. nur dann möglich, wenn für eine Untersuchung ♂ zur Verfügung stehen. Zwar weisen auch die Receptacula der ♀♀ charakteristische Strukturen auf, die bei einigen der äußerlich ähnlichen Arten die Bestimmung ermöglichen (*P. atra*, *aerea*, *diademata*), in anderen Fällen, wie z.B. bei *P. atra* und *cruciferae*, stimmen dagegen auch die Spermatheca überein. Wichti-

ge Unterscheidungsmerkmale für die Receptacula sind die Größe und Form des basalen Teils, die Länge, Gestalt und Krümmung des distalen Fortsatzes sowie der Bau des Kragens (s. Abb. 17, 19-28).

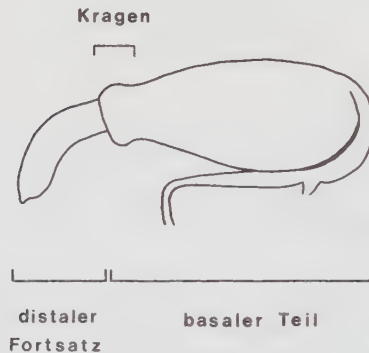


Abb.17: Receptaculum von *Phyllotreta* spp.

Eindeutige und charakteristische Strukturunterschiede finden sich vor allem bei den Genitalien der ♂. Ein wichtiges Merkmal für die Bestimmung bietet in diesem Fall die Morphologie des Aedeagus-Apex. Dieser kann ein- oder zweispitzig, abgeflacht, umgebogen oder mit Stacheln versehen sein (s. Abb. 29-50). Weitere charakteristische Kennzeichen sind die Länge des Aedeagus sowie die Ausbildung und Anordnung der Oberflächenriffelung. Abbildungen der männlichen Genitalien einiger Arten findet man bei NEWTON (1928b), FREUDE, HARDE, LOHSE (1966) HEIKERTINGER (1941) und PYATAKOVA (1928). Die letztgenannte

Autorin hat außerdem als einzige auch noch 5 Receptacula-Typen dargestellt. In den oben angegebenen Arbeiten sind aber nicht alle Aedeagus-Typen abgebildet, und zudem fehlen die ebenfalls charakteristischen Seitenansichten in den meisten Fällen. Deshalb habe ich die Aedeagi aller mir zur Verfügung stehenden Arten auf den folgenden Seiten zusammengestellt (Abb.29-50).

—	92 x
—	230 x
—	300 x
—	920 x

LÄNGE DER STRICHE = $50\mu\text{m}$

Abb.18: Maßstab für alle fotografischen Abbildungen.

Receptacula von Phyllotreta spp.

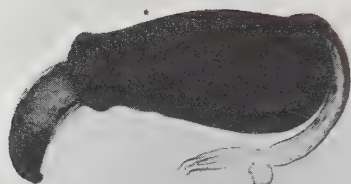


Abb.19: *Phyllotreta aerea*. 230x



Abb.20: *Phyllotreta armoraciae*. 230x



Abb.21: *Phyllotreta atra*. 230x

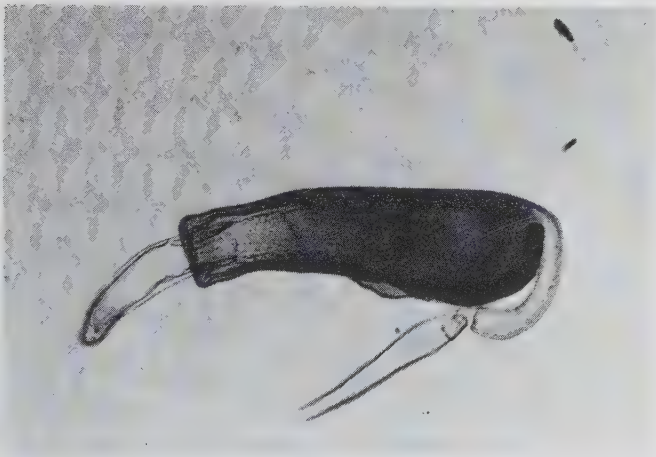


Abb.22: *Phyllotreta cruciferae*. 230x



Abb.23: *Phyllotreta diademata*. 230x



Abb.24: *Phyllotreta nemorum*. 230x



Abb.25: *Phyllotreta nigripes*. 230x

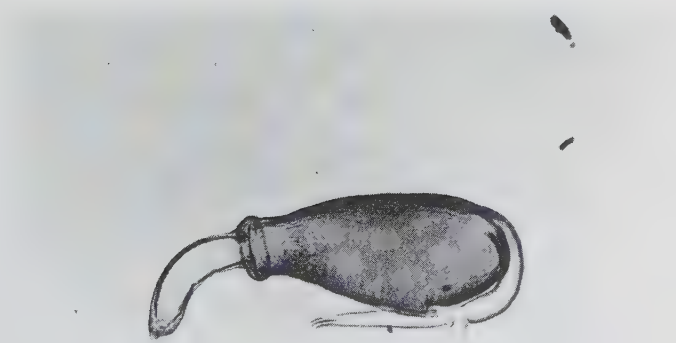


Abb.26: *Phyllotreta undulata*. 230x



Abb.27: *Phyllotreta vittata*. 230x



Abb.28: *Phyllotreta vittula*. 230x

Aedeagi von Phyllotreta spp.



Abb.29: *Phyllotreta aerea*, ventral. 92x



Abb.30: *Phyllotreta aerea*, lateral. 92x



Abb.31: *Phyllotreta armoraciae*, ventral. 92x



Abb.32: *Phyllotreta armoraciae*, lateral. 92x

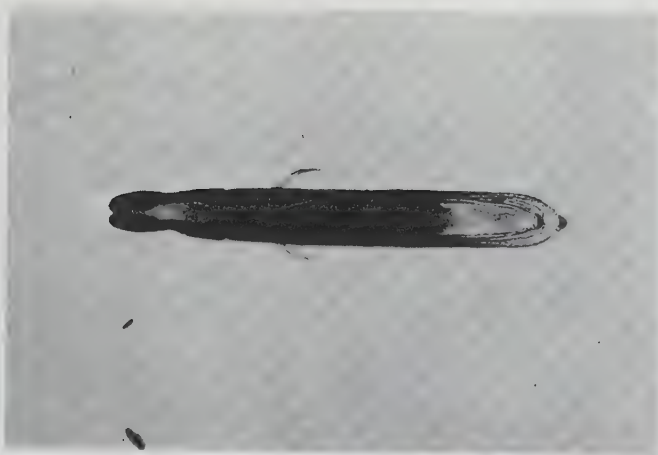


Abb.33: *Phyllotreta atra*, ventral. 92x



Abb.34: *Phyllotreta atra*, lateral. 92x



Abb.35: *Phyllotreta cruciferae*, ventral. 92x



Abb.36: *Phyllotreta cruciferae*, lateral. 92x

Abb.37:

Phyllotreta

diademata,

ventral. 92x



Abb.38:

Phyllotreta

diademata,

dorsal. 92:

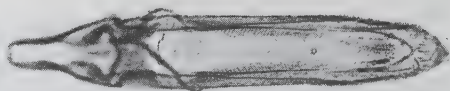


Abb.39:

Phyllotreta

diademata,

lateral. 92x

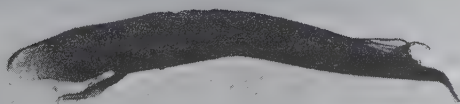




Abb.40: *Phyllotreta nemorum*, ventral. 92x



Abb.41: *Phyllotreta nemorum*, lateral. 92x

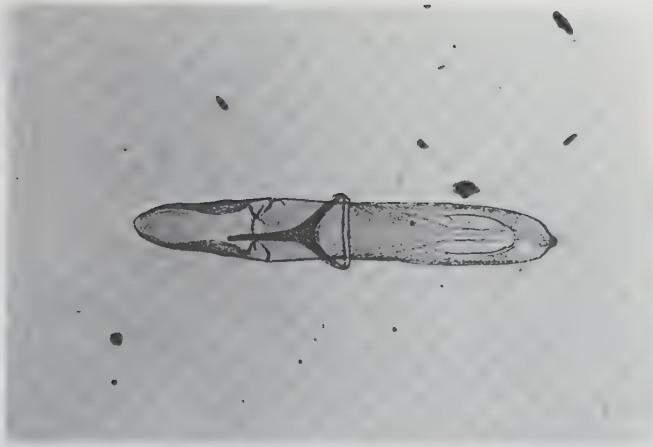


Abb.42: *Phyllotreta nigripes*, ventral. 92x



Abb.43: *Phyllotreta nigripes*, lateral. 92x



Abb.44: *Phyllotreta undulata*, ventral. 92x



Abb.45: *Phyllotreta undulata*, lateral. 92x



Abb.46: *Phyllotreta vittata*, ventral. 92x



Abb.47: *Phyllotreta vittata*, lateral. 92x

Abb.48:
Phyllotreta
vittula,
ventral. 92x



Abb.49:
Phyllotreta
vittula,
dorsal. 92x



Abb.50:
Phyllotreta
vittula,
lateral. 92x



Abschließend möchte ich noch diejenigen Merkmale erwähnen, auf Grund derer man ♂ und ♀ schon äußerlich erkennen kann, da dies für einige Fragestellungen von Bedeutung ist. Ein gutes Charakteristikum, das aber nicht für alle Arten gilt, betrifft die Fühlerform. Bei den ♂♂ können nämlich einzelne Antennenglieder breiter oder länger sein als die entsprechenden Glieder der ♀♀. Diese Unterschiede treten bei den mitteleuropäischen Arten im Fall von *P. variipennis*, *nemorum*, *vittata*, *ochripes*, *hochetlingeri*, *exclamationis*, *crassicornis*, *consobrina* und *nodicornis* auf (FREUDE, HARDE, LOHSE 1966, HEIKERTINGER 1941).

Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal, das aber in der Regel nur statistischen Wert hat und bei Einzelindividuen lediglich in Extremfällen eine Bestimmung ermöglicht, betrifft die Größendifferenz zwischen ♂ und ♀. In der folgenden Tabelle und den Graphiken (Abb. 51-58) sind die Mittelwerte bzw. die prozentuale Häufigkeit der verschiedenen Körperlängen bei den beiden Geschlechtern dargestellt. Die Zahlen beruhen auf Messungen von jeweils 100 - 400 ♂♂ und ♀♀, wobei die Mittelwerte außer bei *P. nemorum* signifikant verschieden sind.

Tabelle 6: Körperlängen bei den ♂♂ und ♀♀ verschiedener *Phyllotreta*-Arten

Art	Mittlere Körperlänge beim ♀ (mm)	Mittlere Körperlänge beim ♂ (mm)
<i>armoraciae</i>	3,45	3,13
<i>atra</i>	2,38	2,24
<i>cruciferae</i>	2,46	2,31
<i>diademata</i>	2,24	2,18
<i>nemorum</i>	2,90	2,90
<i>nigripes</i>	2,39	2,33
<i>undulata</i>	2,44	2,33
<i>vittata</i>	2,34	2,23

Ähnliche Untersuchungen gibt es bisher nur für *P.vittata* in Japan (HARUKAWA und TOKUNAGA 1938). Die dort festgestellten mittleren Größen für die ♀♀ und ♂♂ liegen mit 2,2 bzw. 2,1 mm etwas unter den von mir gemessenen Werten.

Das sicherste Unterscheidungsmerkmal zwischen den Geschlechtern ist die Morphologie des ventralen Abdominalsegmentes. Während beim ♀ keine oder höchstens eine flache längliche Vertiefung in der Mitte zu erkennen ist, besitzt das ♂ eine deutlich ausgeprägte und nach distal scharf begrenzte halbkreisförmige Einsenkung. Da in der Literatur bisher nur eine Beschreibung bzw. eine ungenaue Zeichnung dieser Strukturen vorliegt (HEIKERTINGER 1941, PYATAKOVA 1928), habe ich den Unterschied zur Verdeutlichung am Beispiel von *P.armoraciae* dargestellt (Abb.59). Bei den einzelnen Arten kann diese bogenförmige Struktur etwas anders geformt oder verschieden stark ausgebildet sein, aber trotzdem ist das Unterscheidungsmerkmal in allen Fällen anwendbar.

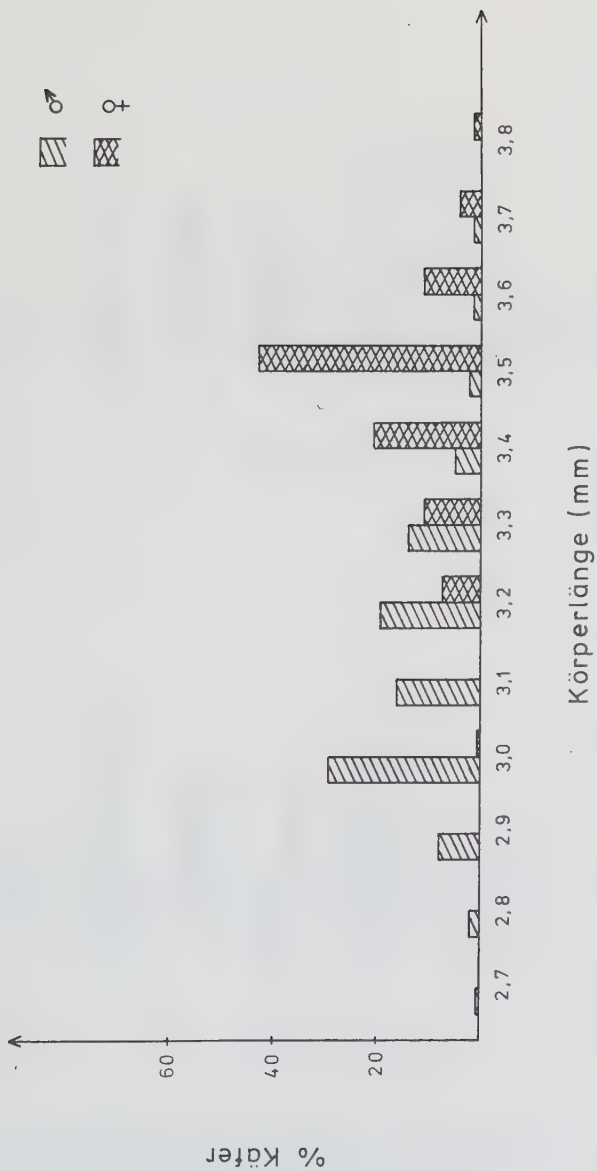


Abb. 51 : Körperlängen der Imagines von *P. armoraciae*.

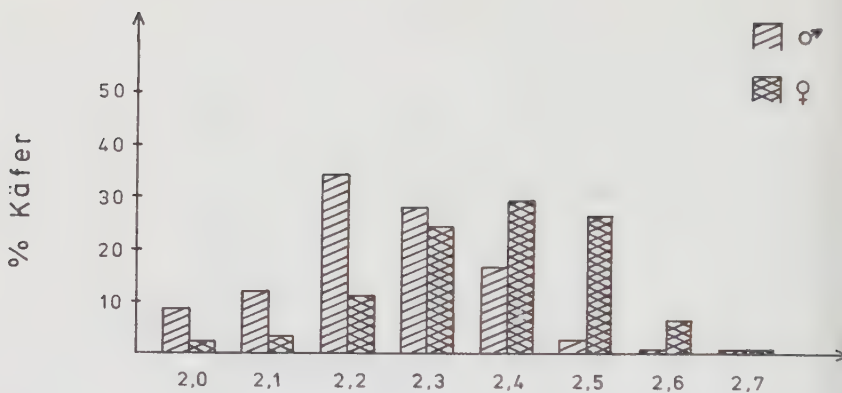


Abb. 52

Körperlänge (mm)

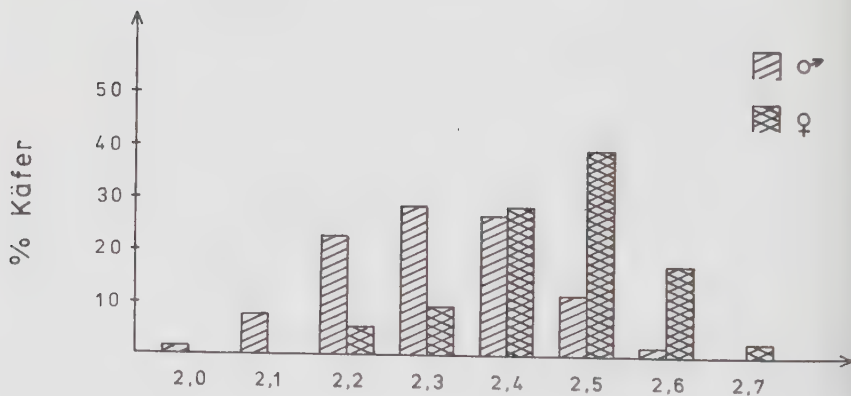


Abb. 53

Körperlänge (mm)

Abb. 52 und 53 : Körperlängen der Imagines von *P. atra* (oben) und *P. cruciferae* (unten).

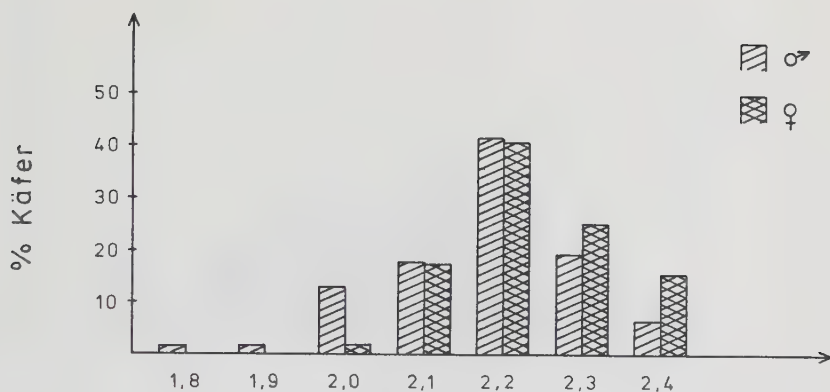


Abb. 54

Körperlänge (mm)

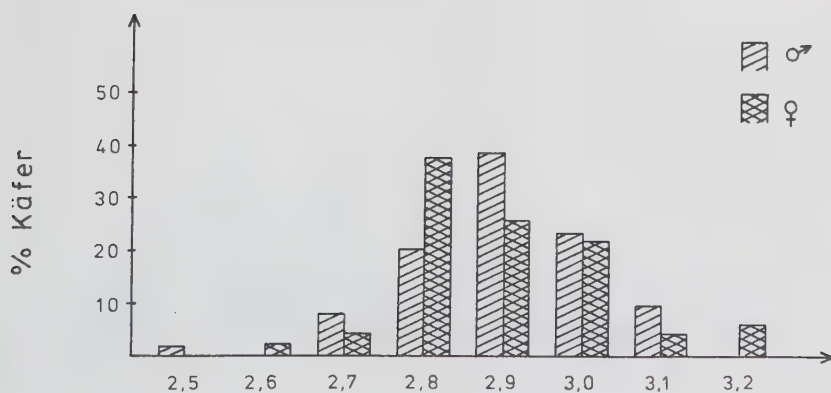


Abb. 55

Körperlänge (mm)

Abb. 54 und 55 : Körperlängen der Imagines von
P. diademata (oben) und
P. nemorum (unten).

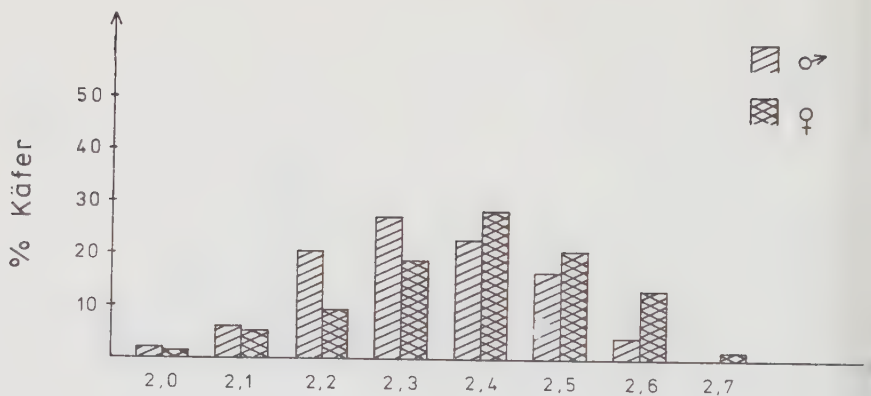


Abb. 56

Körperlänge (mm)

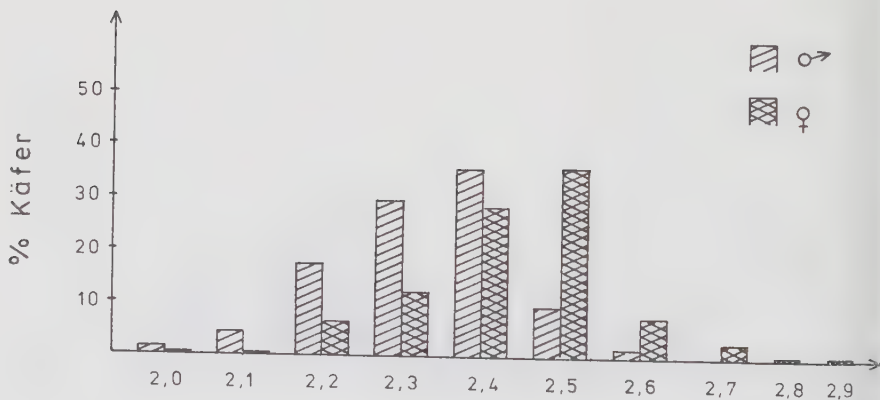


Abb. 57

Körperlänge (mm)

Abb. 56 und 57 : Körperlängen der Imagines von
P. nigripes (oben) und
P. undulata (unten).

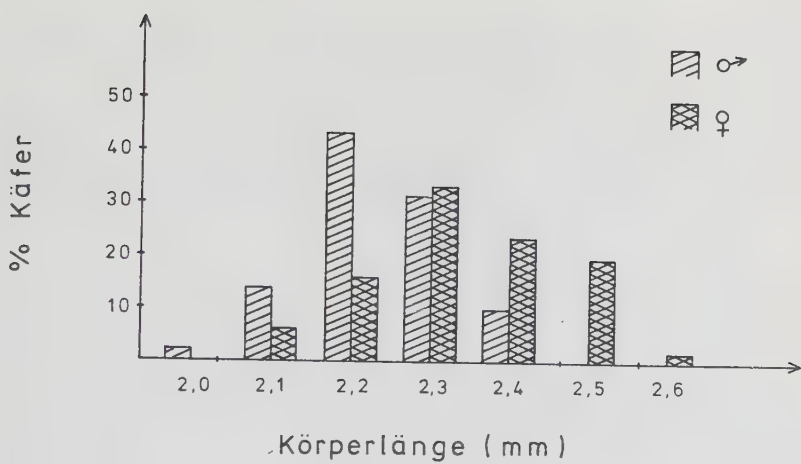


Abb.58: Körperlängen der Imagines von *P.vittata*.

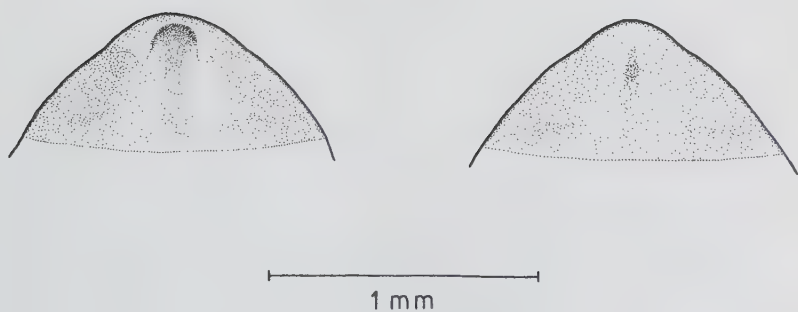


Abb.59: Abdomenspitze von ventral; links ♂, rechts ♀ (*P.armoraciae*).

4.3. PHÄNOLOGIE UND BIOLOGIE DER PHYLLOTRETA-ARTEN

4.3.1. ALLGEMEINER ÜBERBLICK ÜBER DEN ENTWICKLUNGSZYKLUS

Die Entwicklung der Phyllotreta-Arten verläuft im Freiland folgendermaßen: Die Erdflöhe überwintern als Imagines und zwar überwiegend in oberirdischen Versteckplätzen, die sich an oder in der Umgebung der sommerlichen Fraßstellen befinden. Sie verlassen die Winterquartiere je nach Art und Temperatur zwischen März und April und beginnen mit dem Reife-
fraß. Die befallenen Pflanzen gehören hauptsächlich zur Familie der Cruciferen, aber auch Arten aus einigen anderen Familien, die Glucosinolate enthalten und somit chemisch verwandt sind, kommen als Wirtspflanzen in Frage. Nach dem Verlassen des Winterquartiers fressen die Käfer zunächst auf Pflanzen in dessen näherer Umgebung. Später, bei wärmerer Witterung, wandern sie dann auf junge angebaute Kruziferen wie Kohl, Rettich, Radieschen usw. über. Im Frühjahr und Frühsommer richten die Käfer den größten wirtschaftlichen Schaden an, da die noch jungen Pflanzen bzw. Keimlinge sehr empfindlich auf Fraß reagieren. Die Eiablage der Erdflöhe beginnt je nach Art und Temperatur im April oder Mai und setzt sich bis zum Juli fort. Die ♀♀ kopulieren mehrfach und zwar sowohl vor als auch während der Eiablageperiode. Die Eier werden in Gruppen in die Erde oder an basalen Teilen der Pflanzen abgelegt. Die Larven der meisten Arten leben im Boden und fressen in oder an den Wurzeln. Ausnahmen bilden *P. nemorum* und *P. armoraciae*, deren Larven in Blättern bzw. Stengeln minieren. Die neue Generation (Sommergeneration) der Käfer tritt ab Juni auf. Einige der Arten bilden nur eine Generation pro Jahr aus, d.h. bei den Imagines der Sommergeneration reifen die Gonaden erst nach der Überwinterung im nächsten Frühjahr aus. Bei einigen Erdflöhen pflanzt sich ein Teil der im Sommer geschlüpften Tiere jedoch in demselben Jahr fort und bildet eine Herbstgeneration aus. Die Jungkäfer suchen das Winterquartier je nach Art und Temperatur zwischen Ende August und Anfang November auf. Innerhalb eines Jahres kann man also bei einigen Arten drei Generationen von Käfern beobachten: (1) Die Überwinterer; dies sind Individuen,

die aus dem Vorjahr stammen, als Imagines überwintert haben und im Frühjahr mit der Eiablage beginnen. Sie produzieren die Sommergeneration (2), die bei einigen Arten vollzählig überwintert, bei anderen dagegen z.T. geschlechtsreif wird und die Herbstgeneration (3) liefert. Die Käfer der Herbstgeneration pflanzen sich alle erst im nächsten Frühjahr fort.

4.3.2. VERLASSEN DER WINTERQUARTIERE UND AUFSUCHEN DER WIRTSFLANZEN

Die Erdflöhe verbringen den Winter als unreife Imagines. Während der kalten Jahreszeit ist die Temperaturtoleranz der Käfer sehr groß, denn da sie überwiegend in Verstecken an der Bodenoberfläche bleiben, müssen sie extreme Temperaturschwankungen aushalten. Während der Überwinterung befinden sich die Erdflöhe in einem relativ labilen Ruhezustand (Quieszenz), der durch höhere Temperatur jederzeit kurzfristig aufgehoben werden kann. Als Beispiel seien die Beobachtungen verschiedener Autoren genannt, die Phyllotreta-Imagines an warmen und sonnigen Wintertagen im Freien antrafen (NEWTON 1928a, KAUFMANN 1925, LÖTTGE 1955, BÖRNER und BLUNCK 1920, JOURDHEUIL 1960b). Aus eigenen Untersuchungen kann ich ergänzen, daß Käfer, die Anfang Februar aus dem Winterquartier ins Labor (23°) gebracht wurden, schon nach wenigen Minuten anfangen, sich zu bewegen und nach einigen Stunden (minimal 5 Std.) mit dem Fraß begannen.

Da die Winterruhe der Erdflöhe durch warme Witterung leicht aufgehoben werden kann, sind die Käfer in der Lage ihre volle Aktivität schon sehr zeitig im Frühjahr wieder aufzunehmen. Den Literaturangaben aus Mitteleuropa zufolge soll der früheste Termin, je nach Erdflohart und Temperatur, gegen Ende Februar bis Anfang März liegen, während das Maximum in die Zeit von Ende März bis Anfang Mai fällt (BLUNCK 1921, JOURDHEUIL 1960b, NEWTON 1928b). Als erste Arten verlassen *P. nigripes* und *P. consobrina* das Winterquartier (BLUNCK 1921, JOURDHEUIL 1960b, KAUFMANN 1925, NEWTON 1928b). Etwas später treten dann *P. atra*, *cruciferae*, *diademata*, *nemorum* und *undulata* auf, wobei keine deutlichen Zeitunterschiede mehr zwischen den einzelnen Arten bestehen. Zwar soll nach LÖTTGE (1955) *P. undulata* noch vor *P. atra* erscheinen, aber BLUNCK (1921) und KAUFMANN (1925) sind gegenteiliger Ansicht. Die Differenzen lassen sich wahrscheinlich daraus erklären, daß das Verlassen der Winterquartiere bei *P. atra* über einen längeren Zeitraum hinweg erfolgt als bei *P. undulata*. Aus diesem Grund kann je nach Un-

tersuchungstermin einmal die eine, einmal die andere Art überwiegen. Für *P.vittata* liegen bisher nur Beobachtungen aus Kanada bzw. den USA vor, weswegen ich eigene Untersuchungen durchgeführt habe, die einen Vergleich zwischen dem zeitlichen Auftreten von *P.undulata* und *P.vittata* ermöglichen. Bei diesen Versuchen wurden im Frühjahr Schlüpfkäfige auf dem gepflügten und ungepflügten Teil eines Rapsfeldes aufgestellt, das im Herbst stark von Erdflöhen befallen gewesen war (Abb.60).



Abb. 60 : Schlüpfkäfige.

Wie aus der Abbildung 61 ersichtlich ist, zeigten die beiden Arten *P.undulata* und *P.vittata* ein vergleichbares Verhalten. Schon während der frühen Wärmeperiode Anfang März verließ der erste Teil der Käfer das Winterquartier. Der folgende Kälteeinbruch verhinderte dann aber zunächst die weitere Aktivität der Erdflöhe. Erst Mitte April, als erneut hohe Temperaturen einsetzten, erschien der restliche Teil der Käfer (Abb. 61).

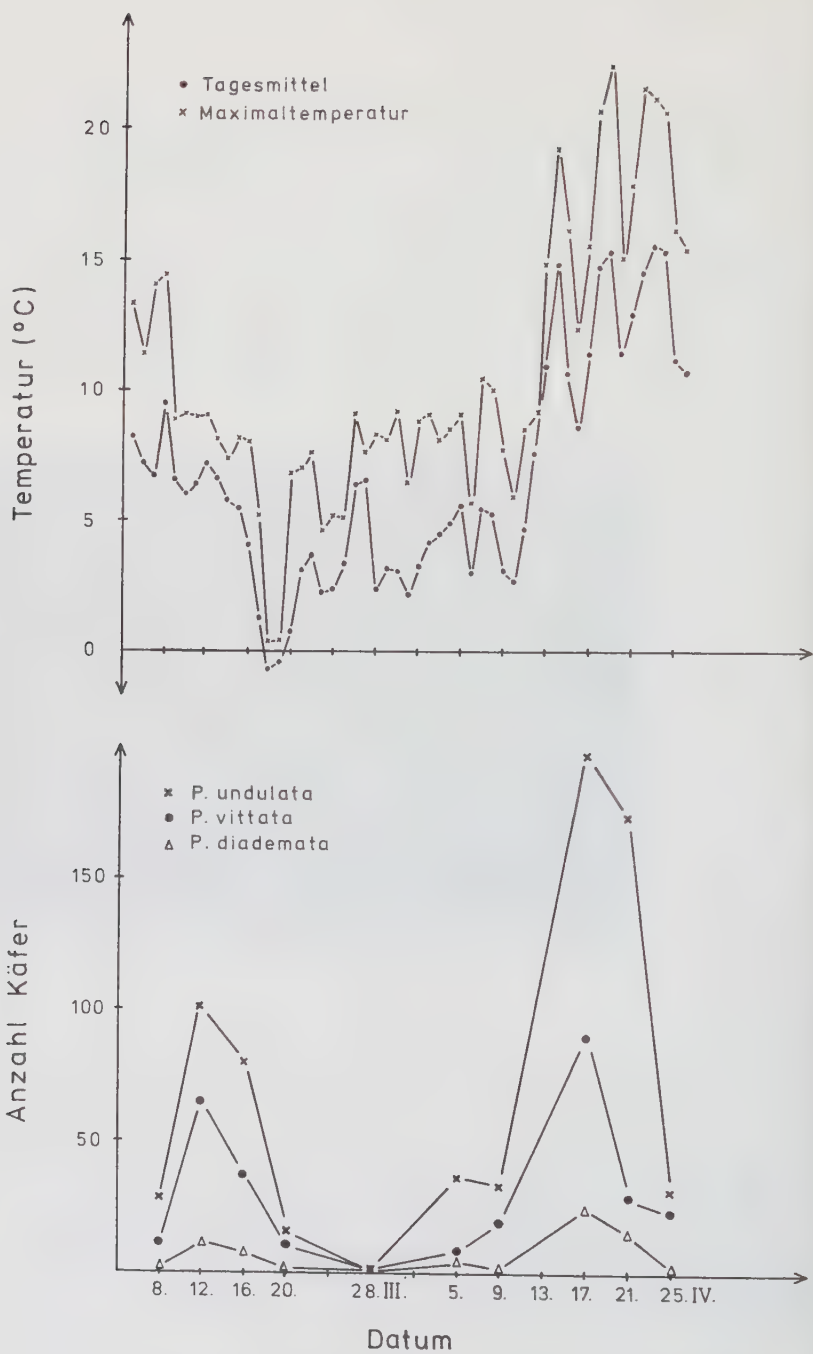


Abb. 61 : Temperaturabhängigkeit beim Verlassen des Winterquartiers.

Ein deutlicher Unterschied ergab sich zwischen den Ergebnissen auf den beiden verschiedenen Hälften des Feldes. Während die Käfer im gepflügten Bereich schon im Verlauf der ersten Wärmeperiode in Mengen erschienen, wurde der größte Teil der Erdflöhe in dem ungepflügten Sektor erst im Laufe des April aktiv (s. Abb. 62). Die Ursache hierfür liegt sicher darin, daß der Boden in der ungepflügten Feldhälfte durch die Rapspflanzen, die über 1 m hoch waren, beschattet wurde, so daß ein kühleres und feuchteres Mikroklima entstand.

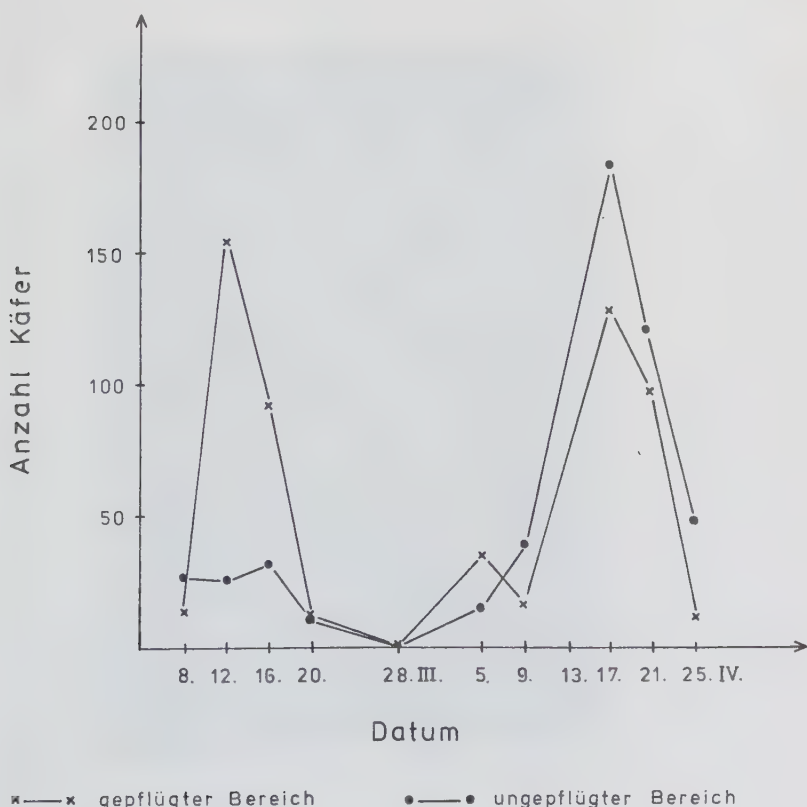


Abb. 62 : Zeitliche Unterschiede beim Verlassen des Winterquartiers zwischen Käfern in dem ungepflügten und gepflügten Bereich desselben Feldes.

Im Frühjahr, wenn die Erdflöhe ihr Winterquartier verlassen, findet man häufig größere Zahlen von Käfern auf trockenen Erdbrocken, welkem Laub, Strohhalmen, Steinen und dergleichen. Weiterhin fällt auf, daß die unteren Blätter am stärksten befallen sind und daß sogar basale Stengelteile den oberen Blättern vorgezogen werden (s. Abb. 63). Dieses Verhalten ist wohl durch die Wärmeansprüche der Erdflöhe zu erklären, da in größerer Bodennähe und auf trockenen Substraten höhere Temperaturen auftreten (Tabelle 7).

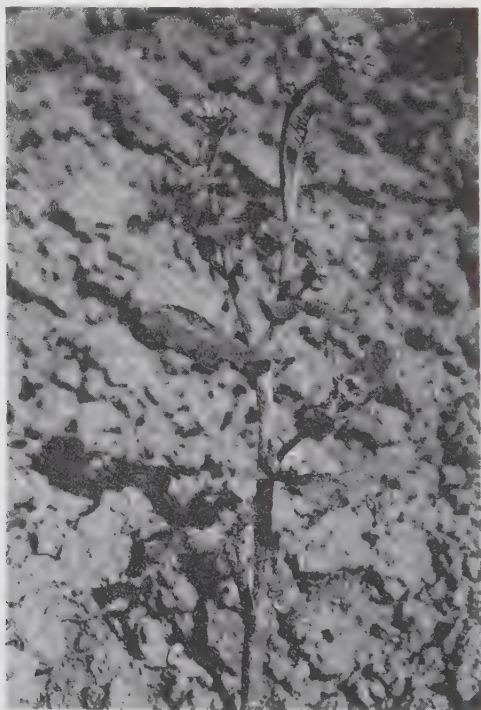


Abb. 63 : Erdflohfraß an einer
Rapspflanze im Frühjahr.

Tabelle 7 : Temperaturen in unterschiedlichen Höhen und an der Oberfläche verschiedener Substrate

Substrat	Höhe (cm)	Temperatur (°C)
trockene Erdklumpen		26,7
trockenes Blatt	5	25,3
grünes Blatt	5	24,3
grünes Blatt	10	23,9
grünes Blatt	20	23,9
Luft	20	24,5

Während des Sommers ist die Verteilung der Käfer auf den Futterpflanzen dagegen im allgemeinen gleichmäßiger. Ausnahmen bilden Pflanzen, die sehr hochgewachsen sind oder, wie z.B. der Kohl, einen Kopf entwickeln. In diesen Fällen fressen die Erdflöhe vor allem an den basalen bzw. äußeren Blättern.

Nachdem die Käfer im Frühjahr das Winterquartier verlassen haben, halten sie sich zuerst noch eine Zeitlang in der näheren Umgebung auf und sammeln sich zum Fraß auf benachbarten Kreuzblütlern. Als Futterpflanzen kommen zu diesem Zeitpunkt in unserem Gebiet einerseits fröherscheinende Wildkruziferen wie z.B. *Sinapis arvensis* L. und *Raphanus raphanistrum* L. in Frage, andererseits aber auch Winterraps. Vor allem, wenn die Felder im Herbst umgepflügt wurden und deshalb nur noch einzelne isoliert stehende Pflanzen übriggeblieben sind, finden sich die Käfer dort in größeren Zahlen ein. In ungepflügten Rapsfeldern treten dagegen kaum Erdflöhe auf, da die Pflanzen zu dicht stehen und sich daher gegenseitig beschatten. Auch zu anderen Jahreszeiten meiden die Käfer undurchdringliche lichtlose Bestände und sind an solchen Stellen höchstens entlang der Feldränder anzutreffen.

Das Nahrungsangebot, das den Käfern kurz nach dem Verlassen des Winterquartiers zur Verfügung steht, ist oft der entscheidende

limitierende Faktor für die weitere Populationsentwicklung der Erdflöhe. Wenn in der näheren Umgebung nicht genügend Futterpflanzen vorhanden sind und die Temperatur für längere Wanderflüge (Dispersionsflüge) zu niedrig ist, erleiden die Phyllotreta-Populationen starke Verluste. Polyphagie wirkt sich unter diesen Bedingungen vorteilhaft aus, da die Käfer dann gegebenenfalls auf andere Pflanzenarten ausweichen können.

Die Temperaturschwelle für die Flugaktivität soll nach BURGESS (1977) bei *P. cruciferae* und *P. vittata* 14 bzw. 15° betragen. BLUNCK (1921) und LÖTTGE (1955) geben dagegen für Phyllotreta-Arten generell Werte von 18° an. Der Flug erfolgt teilweise nur über kurze Strecken und ganz in Bodennähe. Wie die folgenden Versuche zeigen, können die Käfer aber auch größere Höhen erreichen und damit weitere Entfernungen zurücklegen. Für die Untersuchungen über den Flug der Erdflöhe verwendete ich transparente Platten von 30 x 30 cm Größe, die mit durchsichtigem Raupenleim bestrichen waren und in 4 Höhen zwischen 30 - 240 cm angebracht wurden. In diesen Versuchen fingen sich noch 26% der Käfer auf den Platten in der größten Höhe, also in 210 - 240 cm über dem Boden.

Sobald die Temperatur für Dispersionsflüge hoch genug ist und wenn keine Nahrungspflanzen mehr in der Umgebung der Winterquartiere vorhanden sind, wandern die Erdflöhe von den Wildkruziferen bzw. dem Winterraps im Laufe des Frühjahrs auf junge kultivierte Kreuzblütler wie Kohl, Rettich, Radieschen usw. über, die in Gärten oder auch großflächig auf Feldern angebaut werden.

1.3.3. ERNÄHRUNG

1.3.3.1. Imagines

Die Imagines der Gattung *Phyllotreta* fressen an einer Vielzahl verschiedener Pflanzen, die größtenteils zur Familie der Kreuzblütler gehören, aber z.T. auch aus anderen Gruppen stammen (s.S. 69). Der Erdflohfraß ruft ein typisches Schadbild hervor, das durch zahlreiche kleine Löcher charakterisiert ist, die ungleichmäßig auf der Blattfläche verteilt sind. An dünnwandigen Blättern, so bei Rettich und Senf, kommt es zu echtem Lochfraß, also vollständigen Perforationen (Abb. 64). Bei Pflanzen, die eine gut ausgebildete Wand- und Wachsschicht und fleischige Blätter besitzen, wie z.B. die Kohlarten, tritt dagegen Fensterfraß auf. In diesem Fall werden nur die obere Epidermis und das Mesophyll gefressen, während die untere Epidermis stehen bleibt.

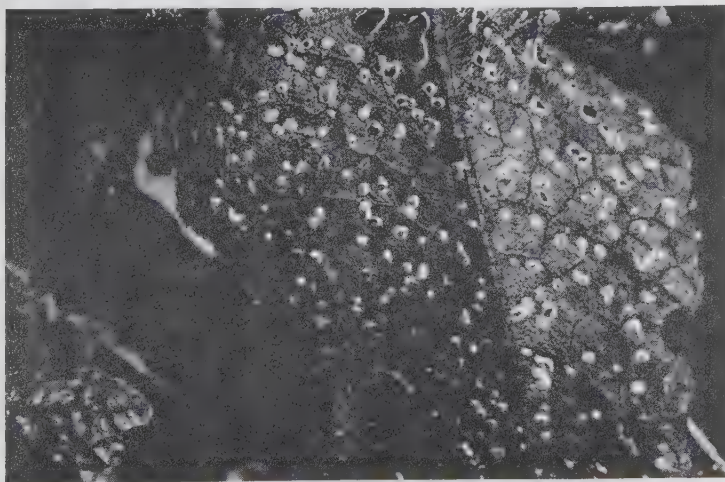


Abb. 64 : Lochfraß und Fensterfraß von *Phyllotreta* spp. an Rettich.

Wie schon aus dem oben Gesagten hervorgeht, handelt es sich bei den befallenen Pflanzenorganen im wesentlichen um die Blätter. Im Fall von Massenvermehrungen und Nahrungsmangel können aber auch die Schoten, Stengel und Blüten befallen werden (BÖRNER und BLUNCK 1920, PYATAKOVA 1928, BURGESS 1977, LÖTTGE 1955, WESTDAL et al. 1972). Keimlinge sind besonders gefährdet, da die Käfer die Kotyledonen anderen Blättern vorziehen (TOKUNAGA et al. 1949). Zum Teil werden die Pflanzen auch schon vor dem Auflaufen stark beschädigt, da die Erdflöhe in die Erde eindringen, um dort die Hypokotyle anzugreifen (MC MAHON 1942, NEWTON 1928a).

Bei Blattfraß kann die Nahrungsaufnahme sowohl auf der Unter- als auch auf der Oberseite erfolgen. Es herrschen aber verschiedene Ansichten darüber, welche Seite bevorzugt wird. Während SACHAROV (1913) und PYATAKOVA (1928) angeben, daß die Käfer vor allem oberseits fressen, sind TOKUNAGA und KADOWSKI (1949) genau entgegengesetzter Meinung. Sie stellten fest, daß *P.vittata* die Unterseite bevorzugt und zwar auch dann, wenn die Blätter vertikal im Dunkeln aufgehängt werden, um den Einfluß anderer Faktoren auszuschließen. Die Widersprüche mögen teilweise darauf beruhen, daß verschiedene Arten untersucht wurden. So stellte nämlich TAHVANAINEN (1971) fest, daß sich die beiden beobachteten Erdflöhe *P.cruciferae* und *P.vittata* ganz unterschiedlich verhielten. Während *P. cruciferae* mehr in den oberen Bereichen der Pflanze und auf der Blattoberseite angetroffen wurde, war *P.vittata* hauptsächlich in den basalen Teilen und auf der Blattunterseite zu finden. Auch wenn Blätter aus dem mittleren Bereich versuchsweise umgedreht wurden, sammelte sich *P.vittata* wieder an der neuen Unterseite, d.h. der morphologischen Oberseite. Das Mikroklima spielt also wohl eine größere Rolle als morphologische oder physiologische Eigenschaften der Blätter, die aber, nach den Experimenten von TOKUNAGA et al. (1949) zu urteilen, auch eine gewisse Bedeutung zu haben scheinen. Ein weiterer Faktor, der einen Einfluß auf das Verhalten der Käfer ausübt, ist das jeweils herrschende Großklima. So fand ich *P.undulata* bei kälterem Wetter und bei Wind, aber auch

an extrem heißen Tagen, meist auf der Unterseite der Blätter, während sie sich normalerweise eher auf der Oberseite aufhalten.

Abschließend möchte ich als Besonderheit noch *P.vittula* erwähnen, da diese Art in den verschiedenen Wirtspflanzengruppen ein ganz unterschiedliches Fraßbild hervorrufen kann. Während an Kruziferen kreisförmiger Loch- und Fensterfraß überwiegt, tritt an Gramineen immer Streifenfraß auf, der parallel zu den Blattadern erfolgt (Abb. 65). Dieses Schadbild entspricht damit demjenigen anderer Käfer, die als Getreideschädlinge auftreten.

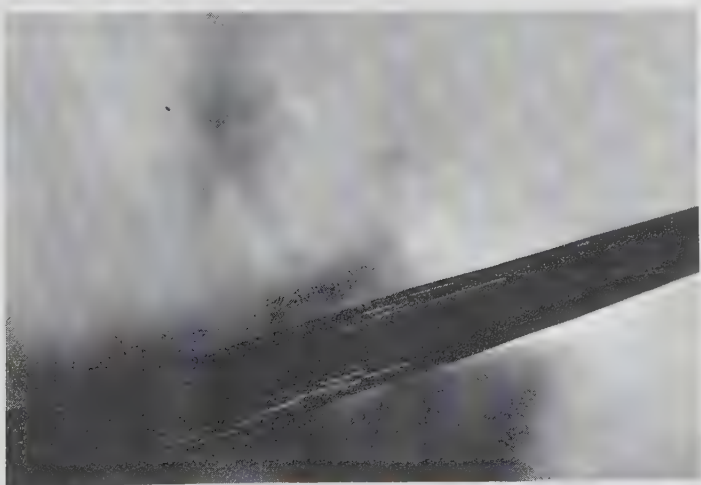


Abb. 65 : Streifenfraß von *P.vittula* an Getreide.

Quantitative Untersuchungen über den Fraß von Erdflöhen wurden nur von wenigen Autoren durchgeführt. Den Angaben von PYATAKOVA (1928) zufolge soll *P.cruciferae* pro Tag je nach Temperatur $4,3 - 7,3 \text{ mm}^2$ Blattfläche fressen, während BARDNER und TAYLOR (1970) für dieselbe Art Werte von $2,9 \pm 0,8 \text{ mm}^2$ ermittelten. Die Fraßmenge nimmt bei steigender Temperatur zu und ist bei ♀♀ größer als bei ♂♂ (TOKUNAGA et al.

1949). Wie BARDNER und TAYLOR (1970) weiterhin feststellten, ist auch die Anzahl Tiere pro Käfig von Bedeutung, denn bei einer Verzehnfachung der Käferzahl stieg die aufgenommene Futtermenge nur um das 6 - 8fache.

Die Bedeutung der Phyllotreta-Arten als landwirtschaftliche Schädlinge beruht vor allem darauf, daß im Frühjahr bzw. Sommer durch den Fraß der Imagines hohe Verluste unter Setzlingen und Keimlingen verursacht werden können. Der tatsächliche Umfang des Schadens hängt von verschiedenen Faktoren ab. So kann z.B. die Populationsdichte der Erdflöhe an benachbarten Stellen, je nach ihrer Lage und Entfernung zum Winterquartier, sehr unterschiedlich sein. Weiterhin sind vor allem die leeseitigen, d.h. vom Wind abgekehrten Ränder eines Bestandes gefährdet, da die Käfer olfaktorisch angelockt werden, somit die Felder gegen den Wind anfliegen und sich dann auf den nächstgelegenen Pflanzen niederlassen (LÖTTGE 1955, BLUNCK 1921). Ein weiterer Faktor, der das Ausmaß der Schäden beeinflusst, ist der Witterungsverlauf während des Frühjahrs. So ist warmes, sonniges und trockenes Wetter mit Temperaturen um 23° optimal für die Aktivität der Käfer. Regen und Wind, sowie Temperaturen unter 15° und über 27° hemmen dagegen die Fraßintensität der Erdflöhe (LÖTTGE 1955). Umgekehrt wirkt sich regenreiches Wetter günstig auf die Pflanzenentwicklung aus, so daß sie dem empfindlichen Stadium schneller entwachsen können.

Wegen der weltweiten Verbreitung der Gattung Phyllotreta und auf Grund ihrer Bedeutung als landwirtschaftliche Schädlinge liegen zahlreiche Angaben über das Wirtspflanzenspektrum der häufigeren Erdflöhe vor. Da hier nicht alle Futterpflanzen der einzelnen Arten aufgezählt werden sollen, sei auf die folgenden 4 wichtigen Arbeiten verwiesen: LIPA (1974), HEIKERTINGER (1925), REITTER (1912) und KAMINSKI (1935). Die meisten Phyllotreta-Arten und zwar vor allem die Gemüseschädlinge besitzen ein weites Wirtsspektrum. Als Beispiel sei *P. undulata* genannt, von der knapp über 100 verschiedene Wirtspflanzen bekannt sind. Diese stammen größtenteils aus der Gruppe der Kreuzblütler, aber auch andere Familien, wie die

Tropaeolaceae und die Resedaceae, sind vertreten. Ähnliches gilt für P. cruciferae, die von FEENY et al. (1970) auf ihr Wirtsspektrum hin untersucht wurde. Die Autoren testeten bei Feldversuchen 30 Arten aus 23 Familien und im Labor 55 Arten aus 31 Familien bezüglich ihrer Eignung als Nahrungspflanzen. Sie stellten fest, daß nur Vertreter aus den Familien der Cruciferae, Capparaceae, Tropaeolaceae und Limnanthaceae befressen wurden. Die Resedaceae, die als Wirtspflanzen anderer Phyllotreta-Arten bekannt sind, wurden bei diesen Versuchen allerdings nicht mit einbezogen. Ein gemeinsames Charakteristikum all dieser Familien ist der Besitz von Glucosinolaten. Nach der neueren Pflanzensystematik, die auch chemische Eigenschaften berücksichtigt, werden die Cruciferae nicht mehr zu den Rhodales gestellt, sondern bilden mit den Capparaceae, Resedaceae, Moringaceae und Tovariaceae die Ordnung der Capparales (FROHNE et al. 1973). Die ebenfalls von P. cruciferae befressenen Tropaeolaceae und Limnanthaceae gehören zu den Geraniales und werden als näher verwandt betrachtet. Da alle oben genannten Familien chemisch durch den Besitz von Glucosinolaten gekennzeichnet sind, lag die Vermutung nahe, daß diese Substanzen für die Wirtswahl der Phyllotreta-Arten von Bedeutung sind. Relativ leicht läßt sich der Einfluß des Senföls nachweisen, das bei der Hydrolyse der Glucosinolate durch das Enzym Myrosinase entsteht. So zeigen eigene Untersuchungen und die Ergebnisse von GÖRNITZ (1953), daß es im Freiland gelingt Erdflöhe anzulocken, wenn man Palen mit Senföl beködert. Bei Versuchen mit dem Olfaktometer erhielt ich dagegen keine positiven Resultate, da die Käfer vor allem zu entkommen suchten und keine Motivation zum Fressen zeigten.

Die Lockwirkung des Senföls ist wohl auch für das Phänomen der Aggregationen verantwortlich, d.h. für die Entstehung größerer Ansammlungen von Käfern auf einzelnen Blättern oder an bestimmten Stellen eines Blattes (Abb.66). Durch Verletzung des Gewebes beim Fraß eines Käfers wird die Myrosinase freigesetzt, die in besonderen Zellen (Myrosinzellen) lokalisiert ist (FROHNE und JENSEN 1973). Dieses Enzym bewirkt dann die Hydrolyse der Glucosinolate und damit die Freiset-

zung von Senföl. Durch den intensiveren Geruch werden dann weitere Erdflöhe zur Fraßstelle des ersten Käfers hingelockt.



Abb. 66 : Aggregation von Erdflöhen an einer Fraßstelle.

Das Senföl dient aber wohl im wesentlichen nur zur Fernanlockung, während weitere Faktoren für den eigentlichen Fraß von Bedeutung sind. Einen Hinweis auf diese Tatsache gaben schon die Untersuchungen von GÖRNITZ (1953). Bei seinen Freilandexperimenten wurden zwar alle *Phyllotreta*-Arten von den Senfölfallen angelockt, aber nur die Gemüseschädlinge fraßen anschließend auf benachbarten Rapspflanzen, während die anderen Arten wieder abwanderten. HICKS (1974) konnte in Experimenten nachweisen, daß die Glucosinolate, also die Vorläufer des Senföls, diejenigen Substanzen sind, die eine Fraßstimulation bewirken. Bei seinen Versuchen verwendete er Bohnenblätter, denen künstlich Glucosinolate zugeführt worden waren. Dies ist möglich, da solche Stoffe von den Pflanzen aus einer wässrigen Lösung aufgenommen werden. Es zeigte sich nun, daß *P. cruciferae* die Bohnenblätter dann befraß,

wenn sie Glucosinolate enthielten, während unbehandelte Kontrollen keine Beachtung fanden. HICKS (1974) stellte außerdem fest, daß die einzelnen Glucosinolate einen unterschiedlichen Attraktivitätsgrad besitzen und daß auch die Konzentration einen Einfluß auf die Reaktion der Käfer hat. So nahm die Wirkung zunächst mit steigender Konzentration zu, bis schließlich von einem gewissen Schwellenwert an ein Abschreckungseffekt auftrat. Die Reaktion der Käfer auf die Glucosinolate kann noch gesteigert werden durch die gleichzeitige Anwesenheit und den synergistischen Einfluß des Senföls.

Bei der Nahrungssuche der Erdflöhe spielen also verschiedene chemische Substanzen eine Rolle, denen unterschiedliche Aufgaben zufallen. Während die Senföle für die olfaktorische Anlockung und die Fernorientierung verantwortlich sind, wirken Glucosinolate als gustatorische Fraßstimuli. Diese sekundären Pflanzenstoffe wirken zwar auf viele Organismen toxisch und besitzen normalerweise stark inhibitorische Eigenschaften; gegenüber einigen spezialisierten Insekten haben sie aber ihre Wirkung als Schutzstoff eingebüßt und sind sogar umgekehrt zum Erkennungssignal und zum Fraßauslöser geworden. Den Angaben von NIELSEN (1978) zufolge sind wohl auch noch Substanzen aus der Gruppe der Flavonoide für die Wirtserkennung von Bedeutung. Wie bei anderen Phytophagen dürften außerdem bestimmte Nährstoffe und Cofaktoren eine gewisse Rolle bei der Fraßauslösung spielen (HSIAO 1969, THORSTEINSON 1960).

Außer bei den oben genannten Pflanzenfamilien, die als Wirte der Erdflöhe in Frage kommen, sind Glucosinolate auch noch bei Vertretern anderer Familien zu finden und zwar bei den Caricaceae, Euphorbiaceae, Gyrostemonaceae und Salvadoraceae. Die Tatsache, daß diese Pflanzen, ebenso wie verschiedene Kruziferen-Arten, trotzdem nicht befallen werden, kann einerseits auf das Fehlen zusätzlicher Fraßstimulatoren, andererseits auf das Vorhandensein von Inhibitoren zurückgeführt werden. So wird z.B. die Kreuzblütler-Art *Iberis amara* von *P.nemorum* gemieden, weil sie Inhibitoren in Form von Cucurbitacin E und I enthält (NIELSEN 1977). Auf den Erdfloh *P.tetragramma* wirken vor allem Glykoside mit einer Stro-

phanthidin-Gruppe abstoßend (NIELSEN 1978).

Auf Grund des bisher Gesagten erscheinen Berichte, denen zufolge Phyllotreta-Arten auf Runkel- oder Zuckerrüben (RAMBOUSEK 1924, MINORANSKI 1973, ISART 1968) Zwiebeln (SRIVASTAVA 1974) und Hopfen (BLATTNÝ 1934) gefunden wurden, fraglich und mögen auf Bestimmungsirrtümern oder falscher Zuordnung von Schadbild und Schadinsekt beruhen.

Innerhalb der Gattung Phyllotreta gibt es polyphage Arten, wie z.B. die wichtigsten Gemüseschädlinge, die ein sehr weites Wirtsspektrum besitzen. Andere Erdflöhe dagegen sind stre oligophag d.h. ihr Vorkommen ist auf jeweils eine Pflanzengattung beschränkt. Dies trifft z.B. für *P. armoraciae* und *P. nodicornis* zu, die nur Meerrettich bzw. *Reseda* befallen. Obwohl das Vorkommen von *P. armoraciae* im Freiland auf Meerrettich begrenzt ist, nehmen die Käfer im Labor auch Kohl als Nahrung an. Bei länger andauernden Versuchen, die ich mit *P. armoraciae* durchführte, waren die Erdflöhe zwar in der Lage, auf dieser Pflanze zu überleben, doch war diese Ernährung insofern inadäquat, als insgesamt nur wenige Eier gelegt wurden. Diese Resultate ergaben sich bei Laborversuchen in denen jeweils 8 ♀♀, die aus derselben Population und Generation stammten und zu derselben Zeit gefangen worden waren, entweder mit Meerrettich oder mit Kohl gefüttert wurden. Während der Versuchsdauer vom 15.8. - 24.10. legten die Weibchen auf Meerrettich insgesamt 827 Eier, während die Käfer auf Kohl nur 28, also nur 3,4% dieser Anzahl, produziert hatten. Zudem waren diese wenigen Eier alle bis zum 21.8. gelegt worden, also in einem Zeitraum in dem eventuell noch auf Nährstoffreserven zurückgegriffen werden konnte, die vom vorangegangenen Fraß an Meerrettich stammten. Die Eiablage der anderen Käfer erfolgte dagegen kontinuierlich bis Mitte September, um dann allmählich abzunehmen. Obwohl *P. armoraciae* also auf Kohl und wohl auch noch auf anderen Kreuzblütlern überleben kann (NIELSEN 1978), haben sich diese Erdflöhe aber andererseits soweit auf ihre Wirtspflanzen spezialisiert, daß sie bezüglich der Vermehrung weitgehend auf Meerrettich angewiesen sind.

Auch bei denjenigen Phyllotreta-Arten, die ein weites Wirtsspektrum besitzen, wie z.B. die wichtigsten Gemüseschädlinge, findet man Präferenzen für bestimmte Pflanzen. Die Literaturangaben über die bevorzugten Wirtspflanzen im Freiland weichen aber z.T. erheblich voneinander ab. So stellten verschiedene Autoren bei der Beobachtung derselben Erdfloharten fest, daß entweder Kohl, Senf, weiße Rüben oder Rettich am meisten befallen waren (DOBSON 1956, HADDOCK 1945, MC MAHON 1942, NEWTON 1923b). Meinen eigenen Beobachtungen im Freiland zufolge halten sich *P. atra*, *nemorum*, *vittata* und *undulata* bevorzugt auf Rettich, Radieschen, Senf und weißen Rüben auf, während Kohl und teilweise auch Raps weniger gern befressen werden (Abb. 67). Dies gilt vor allem für *P. nemorum* und in geringeren Maße auch für die anderen Arten.

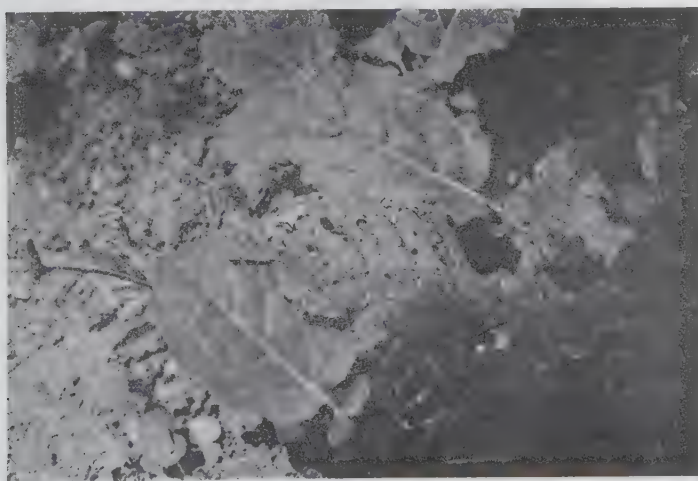


Abb. 67 : Bevorzugung von Senf gegenüber Raps durch Phyllotreta-Arten im Freiland.

Um das Verhalten der Käfer genauer zu untersuchen, wurden Fraßwahlteste im Labor durchgeführt. Als Gefäße dienten

durchsichtige zylindrische Plastikdosen, deren Gipsboden von unten her feucht gehalten werden konnte. Die kreisrund ausgestanzten Blatteile der verschiedenen Testpflanzen wurden dann entlang des Dosenrandes angeordnet (Abb. 68). Um einsei-

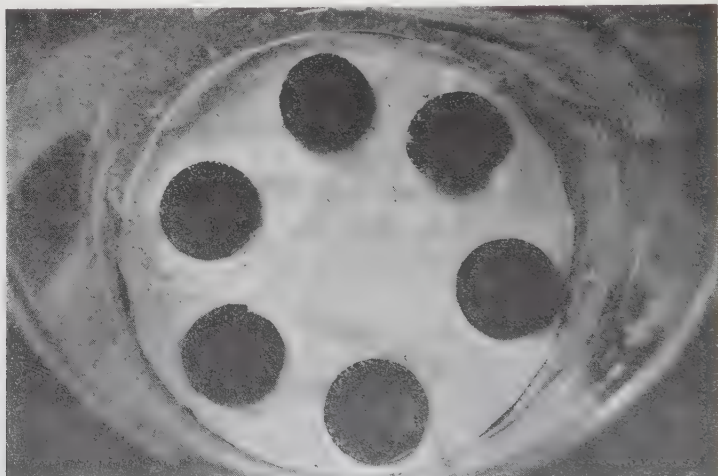


Abb. 68 : Versuchsanordnung bei Fraßwahlversuchen.

tige Einflüsse der Lichtorientierung auszuschließen, fanden die Experimente in einem Kellerraum statt, in dem die einzige Beleuchtungsquelle direkt über den Käfigen angebracht war. Die Versuche dauerten in der Regel einen Tag und wurden 10 - 21 mal in verschiedener Anordnung mit jeweils 50 Käfern wiederholt. Zu den untersuchten Pflanzen gehörten Weißkohl, Rotkohl, Raps, Rettich, Senf und weißer Kohlrabi. Alle getesteten *Phyllotreta*-Arten, nämlich *P. undulata*, *vittata*, *nemorum*, *diademata* und *atra* gaben Rettich den Vorzug vor Senf und den Brassica-Arten. Das Wahlverhalten der Käfer ist auch abhängig von dem jeweiligen Entwicklungsstadium der angebotenen Pflanzen. Wie die folgenden Versuche zeigen, werden innerhalb der Gattung Brassica je nach dem Alter der Pflanz-

zen verschiedene Arten stärker bevorzugt. Da sich die Dicke der Wachs- und Wandschicht im Laufe der Entwicklung ändert, mag dieser Faktor eine Rolle für die jeweilige Wirtspräferenz spielen. Im ersten Versuch erhielt *P. undulata* die Wahl zwischen Blättern älterer Kohl- und Rapspflanzen. In diesem Fall war die Dicke der Wand- und Wachsschicht beim Kohl etwa doppelt so stark wie beim Raps, da letzterer auch im Alter keine so umfangreiche Schutzschicht entwickelt. Unter diesen Bedingungen wurde der Raps eindeutig bevorzugt (Tabelle 8). Im nächsten Versuch standen junge Kohl- und Rapspflanzen zur Auswahl, bei denen die Dicke von Wand- und Wachsschicht einander ungefähr entsprachen. In diesem Fall waren die beiden Arten gleich stark befallen. Bei Wahlversuchen zwischen Blättern älterer und junger Kohlpflanzen ergab sich erwartungsgemäß eine eindeutige Bevorzugung des jungen Kohls. Im Verlauf der oben genannten Fraßteste wurden jeweils sechs rund ausgestanzte Blatteile und zwar je drei von derselben Art gleichzeitig angeboten. Die Zahlen in Tabelle 8 geben dann an, in wieviel % der Fälle die jeweilige Pflanze am meisten (Stellenwert 1) bis wenigsten (Stellenwert 6) befallen war.

Tabelle 8 : Fraßwahlversuche mit *P. undulata* (Erklärung im Text)

Testpflanze	Stellenwert 1 - 3	Stellenwert 4 - 6
Raps alt	100 %	0 %
Kohl alt	0 %	100 %
Raps jung	51 %	49 %
Kohl jung	49 %	51 %
Kohl jung	100 %	0 %
Kohl alt	0 %	100 %

Dieses Verhalten der Käfer deutet darauf hin, daß bei den Imagines, ähnlich wie bei den Larven (s.S.81), wohl auch mechanische Eigenschaften für die Wirtswahl von Bedeutung sind.

Allerdings ist bei den Versuchen mit den adulten Käfern nicht auszuschließen, daß möglicherweise auch eine Änderung der chemischen Zusammensetzung der Pflanzen auftritt, die dann ebenfalls eine Rolle spielt. Festzuhalten gilt, daß bei Präferenztests je nach dem Alter der Pflanzen ganz unterschiedliche Ergebnisse entstehen und hierin auch die Ursachen für die abweichenden Angaben verschiedener Autoren liegen können. Darüber hinaus ist z.T. auch die Sorte der untersuchten Kulturpflanzen von Bedeutung (TOKUNAGA et al. 1949).

Das Auftreten und die Verbreitung der Käfer wird aber nicht alleine durch die Wirtspflanze bestimmt, sondern auch Biotop und Mikroklima spielen eine wichtige Rolle. So findet man manche Phyllotreta-Arten, zu denen z.B. *P. ochripes* und *P. tetrag stigma* gehören, nur in feuchten Habitaten. Eine ähnliche Habitatswahl beobachtete TAHVANAINEN (1972) an *P. bipustulata* F. in den USA. Diese Art tritt im Freiland vorwiegend an *Dentaria diphylla* Michx., einer Kreuzifere feuchter Standorte auf, und sie bevorzugt diese Pflanze auch in Labortesten. Versetzt man *Dentaria* nun künstlich an offene trockene Stellen, so taucht *P. bipustulata* dort nicht auf. Andererseits wird diese Kreuzblütlerart aber jetzt von *P. cruciferae* befressen, also einem Erdflöhen, der *Dentaria* an ihrem natürlichen Standort normalerweise nicht befällt (TAHVANAINEN 1972, HICKS und TAHVANAINEN 1974).

Für die Attraktivität einzelner Pflanzen im Freiland können darüber hinaus auch noch Einflüsse der Umgebung von entscheidender Bedeutung sein. So stellten TAHVANAINEN (1971) sowie TAHVANAINEN und ROOT (1972) bei *P. cruciferae* fest, daß die Anzahl der Individuen pro Pflanze in Monokulturen von Kohl größer war als in Mischbeständen von Kohl und Tomaten oder Tabak. Zwischen den beiden Kulturen bestand kein Unterschied bezüglich Mikroklima, Parasitierungsrate und Einfluß der Räuber, so daß andere Faktoren verantwortlich sein mußten. In Laborversuchen konnten TAHVANAINEN und ROOT (1972) nachweisen, daß der Tomatengeruch offensichtlich einen abschreckenden Einfluß auf die Käfer ausübt. Bei ihren Wahlexperimenten

befraßen die Erdflöhe nämlich einzeln liegende Kohlblätter besser als solche, die zusammen mit Tomatenblättern angeboten wurden. Der abstoßende Tomatengeruch überlagert offensichtlich den anziehenden Duft des Kohls und läßt ihn nicht mehr optimal wirken. Ähnliche Beobachtungen machte schon SCHREIBER (1916), der empfahl, Mischbestände von Tomaten und Kohl anzupflanzen, um Erdflöhschäden zu verhindern.

Am Beispiel der Gattung *Phyllotreta* kann man also gut die verschiedenen Mechanismen zeigen, die für die Wahl der Nahrungspflanzen allgemein von Bedeutung sind. Außer den chemischen Substanzen, die als Stimulatoren oder Inhibitoren wirken, spielen auch noch die ernährungsphysiologische Eignung der Pflanze sowie mechanische Barrieren (Dicke der Kutikula und Wachsschicht) eine Rolle. Bei stenöken Arten sind außerdem abiotische Faktoren des Biotops von entscheidender Bedeutung. Unter bestimmten Bedingungen können auch Pflanzen in der Umgebung der potentiellen Nährpflanze einen Einfluß auf die Wirtswahl der Käfer ausüben.

Zum Schluß möchte ich noch *P.vittula* besonders erwähnen, da diese Art eine Ausnahme innerhalb der Gattung darstellt. Zwar werden die Käfer, ebenso wie die anderen Erdflöhe, von Senföl angelockt und fressen auch im Frühjahr zunächst noch auf Kruziferen (GÖRNITZ 1953). Sie wandern dann aber bald auf Gramineen über, und **nur** dort finden Eiablage und Larvalentwicklung statt (KOSTROMITIN 1973, BLUNCK 1932). Als Nahrungs- und Brutpflanzen kommen Mais (NAIBO 1974) und alle Getreidearten in Frage und zwar wird die Sommerung wegen des geringen Alters der Pflanzen gewöhnlich stärker befallen als die Winterung (KLEINE 1921). Die bevorzugte Getreideart ist Weizen, während Gerste oder Roggen weniger gerne befallen werden, und Hafer häufig ganz verschont bleibt (KLEINE 1921, BLUNCK 1932). Gelegentliche Schadmeldungen auf Zuckerrüben sind dagegen nach SCHREIER (1967) als Irrtum anzusehen.

4.3.3.2. Larven

a) Im Boden lebende Larven

Die Larven der meisten Phyllotreta-Arten leben frei im Boden und ernähren sich von den Wurzeln ihrer Wirtspflanzen. Die jüngeren Stadien findet man meist an den feineren, die älteren Tiere an den dickeren Wurzeln, die sie gewöhnlich nur von der Oberfläche her befressen. In Laborzuchten begannen die größeren Larven von *P. undulata* und *vittata* aber gelegentlich auch in den Wurzeln zu minieren. Ähnliche Beobachtungen machten BÖRNER und BLUNCK (1919), die *P. undulata* häufig im Wurzelhals von Kohl fanden. Auch bei *P. cruciferae* soll gelegentlich Minierfraß vorkommen (BURGESS 1977, WESTDAL et al. 1972, KINOSHITA et al. 1979).

Untersuchungen über das Wirtspflanzenspektrum finden sich bei NEWTON (1928a), ROSTRUP et al. (1931), BÖRNER und BLUNCK (1919 und 1920). Ihren Angaben zufolge fressen die Larven in der Regel an den gleichen Pflanzen wie die Imagines. So fanden sie die Jugendstadien von *P. tetrastigma* und *P. ochripes* an feuchtigkeitsliebenden Kreuzblütlern und die Larven der Gemüseschädlinge an Kohl, weißen Rüben, Rettich, Steckrüben und Senf. Bei eigenen Untersuchungen konnte ich die Jugendstadien dieser Arten ebenfalls an Rettich und Kohl sowie an Radieschen nachweisen. Von Wildpflanzen liegen nur wenige Angaben vor. Larven von *P. nigripes* wurden an *Reseda lutea* L. und *Matthiola* sp. gefunden, Jugendstadien von *P. vittata* an *Sisymbrium officinale* Scop. (BÖRNER und BLUNCK 1919 und 1920). Auf Grund eigener Untersuchungen kann ich noch *Raphanus raphanistrum* L. und *Sinapis arvensis* L. als Brutpflanzen von *P. undulata* und *P. vittata* hinzufügen.

Anders als die übrigen Arten der Gattung, aber in Übereinstimmung mit ihren Imagines, leben die Larven von *P. vittata* nicht an Kruziferen oder *Reseda*, sondern an den Wurzeln von Getreidearten wie Gerste und Weizen (NAIBO 1974, BLUNCK 1932).

b) Minierende Larven

Der überwiegende Teil der Phyllotreta-Arten besitzt Larven, die im Boden an den Wurzeln leben. Schon dort ist eine Tendenz zum Minieren vorhanden (s.oben), aber typische, in Stengeln und Blättern minierende Larven treten nur bei zwei Erdflöhen nämlich *P.nemorum* und *P.armoraciae* auf.

P.nemorum :

Die Larven dieser Art minieren fast ausschließlich in der Blattspreite von Kruziferen und greifen nur selten die Adern und nie den Blattstiel an. Der Fraß findet vorwiegend in Form von Gängen statt, die sich aber auch zu Platzminen erweitern können (Abb. 69). In den meisten Fällen sind die unteren Blät-

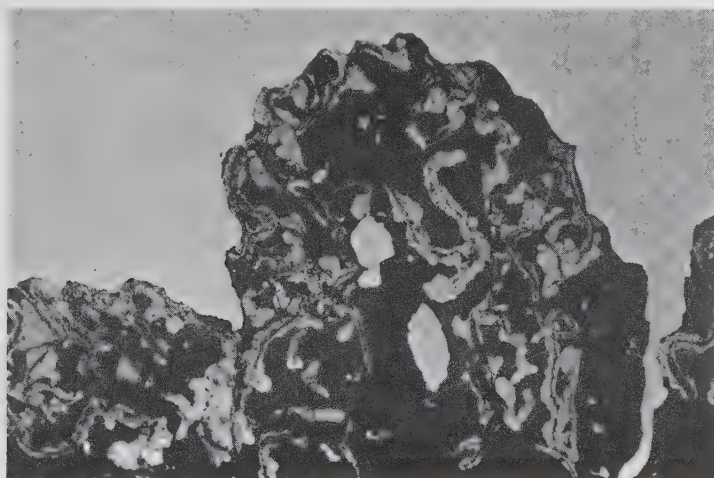


Abb. 69 : Blattminen der Larven von *P.nemorum*.

ter stärker befallen, da die Eier, wie auch bei den wurzelfressenden Arten, an der Basis der Pflanzen abgelegt werden und die Erstlarven dann am Stengel hinauf nach oben wandern (s.S. 87). Das Einbohren der Larven geschieht in der Regel

auf der Unterseite des Blattes. Die Tiere fressen sich dabei parallel zur Epidermis und in Richtung ihres Hinterendes in das Blatt hinein, d.h. sie müssen sich u-förmig umbiegen (Abb. 70). Der gesamte Vorgang des Eindringens dauert bei Junglarven 1 - 2 Stunden, während ältere Stadien meist weniger Zeit



Abb. 70 : Verhalten der Larven von *P. nemorum* beim Eindringen in ein Blatt.

benötigen. Auf Grund des soeben beschriebenen Verhaltens ist der Rücken der Tiere nach dem Einbohren zur Oberseite des Blattes hin gerichtet. Diese Lage wird in den meisten Fällen auch weiterhin beibehalten, denn von 1030 daraufhin untersuchten Altlarven waren 92,4% mit dem Bauch zur Blattunterseite hin orientiert.

Detaillierte Angaben über das Wirtspflanzenspektrum von *P. nemorum* liegen unter anderem aus Polen vor (LIPA 1974). Der Autor konnte diese Käferart dort in insgesamt 53 der 82 untersuchten Kreuzblütlerarten und -varietäten nachweisen. Nach HERING (1957) gehören noch weitere 21 Kruziferengattungen sowie *Reseda* (*Resedaceae*) und *Cleome* (*Capparaceae*) zu den Nahrungspflanzen von *P. nemorum*. Diese Angaben umfassen allerdings auch Arten, die nur gelegentlich angenommen werden und lassen deshalb keine Schlüsse auf die Anzahl der regelmäßig aufgesuchten und bevorzugten Wirtspflanzen zu. Diesbezügliche Beobachtungen in meinem Untersuchungsgebiet ergaben, daß dort *Sinapis arvensis* L., d.h. die häufigste wildwachsende Kruzifere auch die höchsten Larvenpopulationen aufwies. Eben-

falls gut befallen waren *Raphanus raphanistrum* L. und *Erucastrum gallicum* O.E.Sch.. Gelegentlich fanden sich auch Larven an *Rapistrum rugosum* All.. Unter den kultivierten Kreuzblütlern befällt *P.nemorum* nach meinen Beobachtungen vor allem solche Arten, deren Wand- und Wachsschicht relativ dünn ist. So findet man die Larven z.B. häufiger auf Rettich, Radieschen und weißen Rüben, aber selten auf Raps und Steckrüben und fast nie auf Kohl. Auch NEWTON (1928b), ROSTRUP et al. (1931) sowie BÖRNER und BLUNCK (1920) konnten keine Minen auf Steckrüben oder Kohl nachweisen. LIPA (1974) fand zwar einige Larven auf Raps, aber ebenfalls keine auf Kohl. Zu ähnlichen Ergebnissen kam NIELSEN (1977) in Dänemark, der Pflanzen verschiedener Familien gemeinsam anbaute und sie dann auf ihren Befall mit Larven von *P.nemorum* hin untersuchte. Auch er stellte fest, daß Kohl und Raps weitgehend gemieden wurden, während Rettich und weiße Rüben stark befallen waren.

Die Zusammensetzung des Wirtspflanzenspektrums der Larven von *P.nemorum* wird durch die folgenden drei Faktoren beeinflusst: 1) Selektive Eiablage der Imagines 2) Mechanische Barrieren 3) Physiologisch-chemische Barrieren. Für die Bedeutung des ersten Faktors sprechen eigene Beobachtungen, nach denen die Imagines von *P.nemorum* bevorzugt auf Rettich, Radieschen und weißen Rüben, aber seltener auf Kohl anzutreffen sind. Auch die Fraßtests der Imagines zeigen die gleichen Präferenzen (s.S. 74). Darüber hinaus hat NIELSEN (1977) durch künstlich hervorgerufenen Befall nachgewiesen, daß die Larven sich auch in einige Pflanzen einbohren und dort weiterentwickeln können, die bei den Freilandversuchen nicht angegriffen worden waren. Seine Ergebnisse konnte ich in Bezug auf Kohl durch eigene Untersuchungen bestätigen. Auch die mechanischen Barrieren sind wohl für den geringen Befall des Kohls von Bedeutung. NIELSEN (1977) konnte zeigen, daß nur wenige Larven durch die dicke Wand- und Wachsschicht hindurch eindringen können. Ist es ihnen aber einmal gelungen, so verläuft die weitere Entwicklung mit normalen Mortalitätsraten. Wie die Ergebnisse bei

den Fraßtests der Imagines zeigen(s.S.75), stellt die mechanische Barriere auch einen gewissen Schutz gegen die Angriffe der Imagines dar. Von entscheidender Bedeutung ist aber der dritte Faktor, die physiologisch-chemische Barriere. So konnte NIELSEN (1977) zeigen, daß die Larven nur in denjenigen Pflanzen überleben, die Glucosinolate enthalten. Diese Substanzen spielen wohl für die Larven, ähnlich wie für die Imagines, eine entscheidende Rolle bei der Fraßstimulation (s.S.70).

P.armoraciae :

Im Gegensatz zu *P.nemorum* besitzen die Larven von *P.armoraciae* keinen großen Wirtskreis, sondern sind im Freiland ausschließlich auf Meerrettich zu finden. Sie minieren in der Mark- und Rindenschicht der Blattstiele und zwar von der Basis bis hinauf zur Blattspreite. Starker Befall führt in der Regel zum Absterben der Blätter.

Für das Minierverhalten der Larven sind thigmotaktische Reize von entscheidender Bedeutung. So konnte ich im Labor beobachten, daß die Larven teilweise auch auf der Oberfläche der Blätter fraßen und zwar dann, wenn diese dicht an der durchsichtigen Käfigwand anlagen. Entscheidend war offensichtlich der Berührungsreiz auf beiden Körperseiten des Tieres.

Zwar sind die Larven von *P.armoraciae* in ihrem Vorkommen auf Meerrettich beschränkt, aber ihre Spezifität ist offensichtlich nicht durch physiologische Besonderheiten der Jugendstadien, sondern durch das Verhalten der Imagines bedingt. Wie schon vorher erwähnt, fressen die adulten Käfer im Freiland nur auf Meerrettich und brauchen diese Nahrung wohl auch für den Reifefraß und die normale Eiproduktion (s.S.72). Im Labor gelang es mir aber, die Larven von *P.armoraciae* auch auf Kohl bis zur Imago durchzuzüchten. Die scheinbare Spezifität der Larven beruht also auf einer Habitatselektion der Imagines, da diese ihre Eier nur auf Meerrettich ablegen. Dieses Ergebnis entspricht den oben erwähnten Beobachtungen von NIELSEN (1977) an *P.nemorum*, der ebenfalls bei den Imagines eine größere Spezifität als bei den Larven feststellte.

4.3.4. REIFUNG, KOPULATION, EIBLAGE UND EMBRYONALENTWICKLUNG

Die folgenden Untersuchungen über die Fortpflanzung und Entwicklung einiger Phyllotreta-Arten fanden fast ausschließlich im Labor statt, da auf diese Weise kontrollierbare Bedingungen und bessere Beobachtungsmöglichkeiten geschaffen werden konnten.

Die Experimente, die in Klimaschränken bei verschiedenen Temperaturen und Langtag (16 Std. Licht) durchgeführt wurden, begannen in der Regel schon Anfang Februar, um ein Zusammentreffen mit dem Maximum der Freilandarbeit zu verhindern. Wenn die Käfer, die in Gefangenschaft unter natürlichen Temperaturbedingungen überwintert hatten, zu diesem Zeitpunkt ins Labor gebracht wurden, so begannen sie bereits nach wenigen Stunden zu fressen (minimal 5 Std. bei 23°). Auch die Kopulationen setzten schon bald nach dem Ende der Überwinterungsphase ein und zwar bei 23° bereits nach 2 - 5 Tagen (*P. armoraciae*, *atra*, *diademata*, *nemorum*, *undulata* und *vittata*). Dieser Zeitpunkt hängt von der jeweiligen Temperatur ab und lag z.B. bei *P.undulata* zwischen 3 und 7 Tagen (23° bzw. 17,5°). Die oben erwähnten Zahlenangaben beziehen sich aber nur auf die frühesten Termine, die an einzelnen Paaren beobachtet werden konnten. Der größte Teil der Begattungen fand bei 20 - 23° dagegen erst 1 - 2 Wochen nach dem Ende der Überwinterungsphase statt.

Das ♂ leitet die Kopulation ein, indem es das ♀ kurz mit den Fühlern betastet und dann sofort von hinten aufsteigt. Falls das ♀ nicht zur Paarung bereit ist, versucht es sich durch Putzen des Abdomens oder durch kräftiges Hin- und Herbewegen des Körpers zu befreien. Anderenfalls leistet es keinen Widerstand, so daß das ♂ vollständig aufsteigen und den Aedeagus einführen kann. Während der Kopulation bleiben die weiblichen Käfer teilweise ruhig sitzen oder sie nehmen ihre normale Aktivität einschließlich des Fressens wieder auf. Die ♂ führen gelegentlich pumpende Bewegungen aus, aber meist verhalten sie sich regungslos. Ihre Fühler sind in charakteristischer Weise zu beiden Seiten des ♀ im Bogen nach unten

und hinten gerichtet. Bezüglich der Dauer der Kopulation kann man innerhalb der Gattung 2 Gruppen mit verschiedenen Verhaltensweisen unterscheiden. Bei den kleineren Arten *P. atra*, *undulata* und *vittata* sowie bei *P. nemorum* wird eine Zeitspanne von 2 Std. in der Regel nicht überschritten und häufig ist die Paarung schon nach weniger als 1 Std. beendet. Im Fall von *P. armoraciae* wurde dagegen eine maximale Dauer von 17 Std. und ein Mittelwert von 7 Std. beobachtet. Die Kopulation wird entweder durch das ♂ beendet, das von sich aus die Partnerin verläßt oder durch das ♀, das mit heftigen Abwehrbewegungen freizukommen versucht. Bei allen untersuchten Arten, also *P. armoraciae*, *atra*, *diademata*, *nemorum*, *nigripes*, *undulata* und *vittata*, kopulierten die ♀♀ und ♂♂ jeweils mehrfach und zwar konnte ich bis zu 4 Begattungen feststellen. Der zeitliche Abstand zwischen 2 Kopulationen betrug im Extremfall nur 1 Tag. Unter den konstanten Bedingungen der Klimaschränke konnte ich kein gehäuftes Auftreten von Kopulationen zu einer bestimmten Tageszeit beobachten. Im Freiland stellte PYATAKOVA (1928) bei *P. cruciferae* jedoch 2 Maxima fest, die am Vormittag und am späten Nachmittag liegen sollen.

Die Eiablageperiode begann bei 23° im Mittel 18 Tage (*P. atra* und *vittata*) bzw. 25 Tage (*P. undulata*) nach dem Ende der Überwinterung, wobei der früheste Termin schon bei 9 - 10 Tagen lag. Die Phase des Reifungsfraßes dauerte also bei dieser Temperatur im Labor ungefähr 2 - 4 Wochen. Die ersten legereifen ♀♀ traten demnach etwa 8 - 14 Tage nach dem Beginn der Kopulationszeit auf. Die Begattungen sind also unabhängig vom Reifezustand der Käfer, denn sie finden sowohl vor als auch noch während der Eiablageperiode statt. Die Zeitabstände zwischen den einzelnen Paarungen können aber notfalls relativ lang sein, da isoliert gehaltene ♀♀ auch nach 3 - 4 Wochen noch befruchtete Eier legten.

Unter Freilandbedingungen beginnt die Eiablageperiode der Erdflöhe je nach Witterungsverlauf und Käferart Anfang April bis Mitte Mai. Die schnellste Entwicklung zeigen *P. consobrina* und *nigripes*, die schon zwischen Anfang und Ende April

zu 70 - 100% legereif sind (JOURDHEUIL 1960b, KAUFMANN 1925). Bei den Arten *P. atra/cruciferae*, *nemorum* und *undulata* wird dagegen der überwiegende Teil der ♀♀ erst gegen Ende April bis Mitte Mai legereif (JOURDHEUIL 1960b, KAUFMANN 1925). Diese Ergebnisse stimmen mit meinen Beobachtungen im Rheintal, in Österreich und der Schweiz überein. Ein entsprechender Entwicklungsverlauf liegt nach BLUNCK (1921) auch bei *P. vittula* vor. Die Eiablageperiode bei der Generation der Überwinterer soll den Angaben von JOURDHEUIL (1960b) und NEWTON (1928b) zufolge schon in der ersten Julihälfte abgeschlossen sein. Nach meinen Beobachtungen geht zwar zu diesem Zeitpunkt die Hauptfortpflanzungsperiode zu Ende, aber auch später kann man noch legereife ♀♀ aus der Generation der Überwinterer finden. So stellte ich z.B. bei *P. undulata* im August bis 4% Altkäfer fest (N=830), die bis zu 60% legereif waren. Bei *P. armoraciae* traten Anfang dieses Monats sogar noch 11% überwinterter ♀♀ auf (N=536).

Die Eigelege der Phyllotreta-Arten umfassen in der Regel nicht mehr als 28 Eier. Diese Zahl wird deshalb nicht überschritten, weil die Ovarien der Käfer sich meistens aus 26 - 28 Ovariolel zusammensetzen, in denen gleichzeitig nur jeweils eine Oocyte heranreift. Im Labor wurde diese maximale Zahl aber häufig nicht erreicht, so daß sich nur ein Mittelwert von 10 - 15 Eiern pro Ablagetag ergab (*P. atra*, *undulata* und *vittata*). Nach WESTDAL und ROMANOW (1972) soll die Anzahl der räumlich zusammen abgelegten Eier bei *P. cruciferae* nur 3 - 4 betragen, während BURGESS (1977) und NEWTON (1928b) für dieselbe Art Werte von bis zu 25 pro Gelege angeben. Tatsächlich treten aber beide Verhaltensweisen nebeneinander auf, denn im Labor wurden z.T. alle Eier an einer Stelle abgelegt, während sie in anderen Fällen an verschiedenen Orten in kleinen Gruppen verteilt waren.

Die Zeitabstände zwischen den einzelnen Ablagen können stark schwanken. Bei 23° lagen die Werte aber meist zwischen 4 und 7 Tagen (*P. atra*, *nemorum*, *undulata* und *vittata*). Die gesamte Eiablageperiode dauerte im Labor (20° und 23°) bis zu 10 Wochen und während dieser Zeit wurden von unparasitierten ♀♀

maximal 190 (*P.undulata*) bzw. 200 Eier (*P.vittata*) gelegt. Unter Freilandbedingungen mag diese Zahl auch noch höher sein, da sich die Gefangenschaft ungünstig auf die Fertilität der Käfer auswirkt. So legten manche ♀♀ überhaupt keine oder nur sehr wenige Eier, obwohl sie kopuliert hatten und nicht parasitiert waren. Deshalb ergeben sich auch sehr niedrige Mittelwerte von 28 (*P.undulata*, 134 ♀♀) bzw. 36 Eiern pro ♀ (*P.vittata*, 69 ♀♀), wenn alle Käfer berücksichtigt werden. Im Freiland findet man jedoch zur Fortpflanzungszeit in der Regel bei 80 - 90% der gesunden ♀♀ entwickelte Gonaden vor. Bringt man diese Erdflöhe ins Labor und hält sie in Käfigen, so legen sie ihre reifen Eier zwar ab, aber bilden in den meisten Fällen keine oder nur sehr wenige neue Eier nach. Auch eine optimale Ernährung mit jungen Pflanzen und eine Verringerung der Individuenzahl pro Käfig bringen keine wesentliche Besserung (s.S.283). Die Erdflöhe fressen anscheinend weniger, weil sie vor allem zu entkommen suchen oder sich gegenseitig bei der Nahrungsaufnahme stören. So stellten z.B. BARDNER und TAYLOR (1970) in quantitativen Untersuchungen fest, daß bei einer Verzehnfachung der Käferzahl pro Käfig die aufgenommene Futtermenge nur um das 6 - 8 fache anstieg.

Wie verschiedene Autoren übereinstimmend angeben, findet die Eiablage bei den Arten mit wurzelfressenden Larven immer in den oberen Bodenschichten statt (BÖRNER und BLUNCK 1920, PYATAKOVA 1928, BURGESS 1977, NEWTON 1928b). Sehr unterschiedliche Ansichten liegen dagegen über das Verhalten des Blattminierers *P.nemorum* vor. So wird z.B. in mehreren Veröffentlichungen behauptet, daß die Eiablage auf den Blättern erfolgt (LEPTEJEW 1912 - 13, PYATAKOVA 1928, ROSTRUP und THOMSEN 1931, DOMINGUEZ GARCIA-TEJERO 1946). Andere Autoren geben jedoch an, daß die Gelege nur im Boden zu finden sind (NEWTON 1928b, TAYLOR 1918). Um diese Unstimmigkeiten zu klären, führte ich folgende Versuche durch: Reife Erdflöh-♀♀ wurden in Glasröhrchen gesetzt, die ein Kohlblatt sowie einen Rapskeimling enthielten und deren unterer Teil mit Erde gefüllt war. Dadurch hatten die Tiere die Wahl zwischen

dem Boden und den Pflanzen als Eiablageort. Unter diesen Bedingungen legten sowohl die Arten mit wurzelfressenden Larven, nämlich *P.vittata* (N=225 Eier) und *P.undulata* (N=287 Eier), als auch der Blattminierer *P.nemorum* (N=100 Eier) sämtliche Eier in die Erde ab und keine frei auf die Blätter oder zwischen Wand und Blatt. Bei derselben Versuchsanordnung ergaben sich jedoch abweichende Zahlenwerte für die stengelminierende Art *P.armoraciae*. In diesem Fall legten die Käfer 47% der insgesamt 293 Eier oberirdisch ab, während 53% in oder direkt auf der Erde gefunden wurden. Häufig befanden sie sich dort, wo der Stengel des Futterblattes den Boden berührte. Auch in größeren Käfigen auf eingetopften Meerrettichpflanzen wählten die ♀♀ z.T. oberirdische Stellen für die Eiablage aus. Die Gelege befinden sich aber nie frei auf der Blattoberfläche, sondern sie sind gewöhnlich im basalen Bereich der Pflanze in Ecken und Ritzen der Blätter oder Knollen verborgen. Diese Bevorzugung von Spalten als Versteckplätze für ihre Gelege ist auch bei den anderen Arten (*P.atra*, *diademata*, *nemorum*, *undulata*, *vittata*) deutlich ausgeprägt. Falls ihnen keine Erde zur Verfügung steht, erfolgt die Eiablage nicht etwa frei am Boden des Gefäßes, sondern die ♀♀ suchen zu 61 - 96% enge Ritzen in den Blättern oder zwischen Blatt und Käfigwand auf. In größeren Gefäßen befinden sich die Gelege immer ganz in der Nähe oder direkt an der Basis der Futterpflanzen. Bei Topfversuchen mit *P.undulata* zeigte sich z.B., daß die Ablage bis maximal 2 cm vom Kohlstengel entfernt stattfand.

Die Eier der Phyllotreta-Arten haben eine ovale Form und sind gelblich weiß gefärbt. Die Oberfläche ist entweder völlig glatt oder mit kleinen Buckeln bedeckt. Ihre Maße liegen im Fall der kleineren Arten (*P. atra*, *cruciferae*, *nigripes*, *undulata* und *vittata*) gewöhnlich bei 0,36 - 0,43 mm x 0,20 - 0,30 mm. Für die zwei größeren Erdflöhe, *P.nemorum* und *armoraciae*, ergeben sich dagegen Werte von 0,42 - 0,55 mm x 0,26 - 0,33 mm (*nemorum*) bzw. 0,56 - 0,66 x 0,31 - 0,36 mm (*armoraciae*).

Die Entwicklungsdauer der Eier unter verschiedenen Temperaturbedingungen ist in Tabelle 9 zusammengefaßt.

Tabelle 9 : Dauer der Embryonalentwicklung bei unterschiedlichen Temperaturen

Phyllotreta-Art	Temperatur (°C)	Dauer der Embryonalentwicklung (Tage)	Anzahl Eier
atra	23	7,0	127
vittata	15	12,0	23
	17,5	8,5	203
	20	7,4	241
	23	5,5	219
undulata	15	12,6	60
	17,5	9,1	106
	20	7,1	124
	23	4,9	284

Bei einer Temperatur von 23° dauert die Entwicklung im Ei bei *P. atra* also am längsten, gefolgt von *vittata* und *undulata*. Auch bei 20° schlüpft *P. undulata* noch vor *P. vittata*, aber ab 17,5° kehren sich die Verhältnisse um. (Die Unterschiede sind mit $P < 0,1\%$ signifikant gesichert.) Dementsprechend liegt der Entwicklungsnullpunkt für das embryonale Wachstum bei *P. vittata* auch niedriger als bei *P. undulata* und zwar bei etwa 8° gegenüber 10 - 11° (Abb. 71). KINOSHITA et al. (1979) ermittelten für *P. cruciferae* einen Wert von 11,2°C.

Aus der Literatur läßt sich noch die Entwicklungsgeschwindigkeit von *P. vittata* bei 25,6° ergänzen. HARUKAWA und TOKUNAGA (1938) ermittelten für diese Temperatur eine Dauer von 4,6 Tagen. Dies stimmt ungefähr mit meinen Werten überein, da sich bei Extrapolation aus der Geraden im Diagramm 71 eine Zahl von 4,7 ergibt.

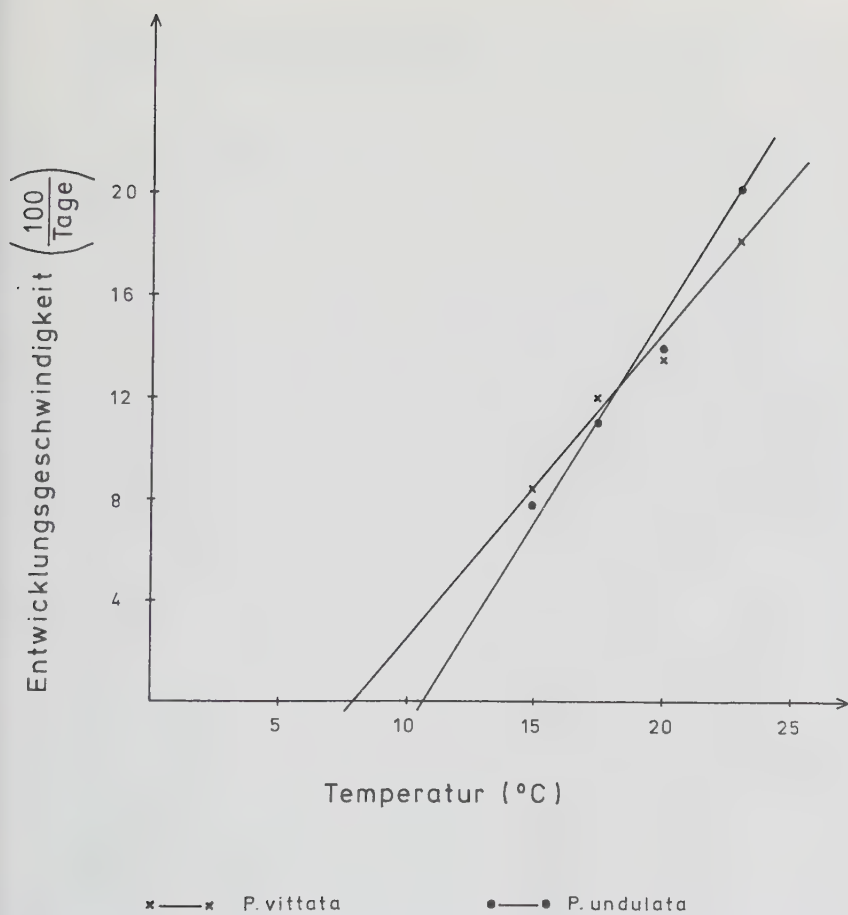


Abb. 71 : Dauer der Embryonalentwicklung bei
Phyllotreta undulata und *Phyllotreta vittata*.

4.3.5. LARVALENTWICKLUNG, VERPUPPUNG UND SCHLÜPFEN DER IMAGINES

Beim Schlüpfen der Larve platzt das Ei im allgemeinen in der vorderen Hälfte und parallel zur Längsachse auf. Die Schale wird nicht durchgebissen, sondern zerreißt auf Grund des mechanischen Druckes, der durch die Bewegung der Larve hervorgerufen wird (HARUKAWA und TOKUNAGA 1938). Die frischgeschlüpften Larven sind zunächst vollständig gelblich-weiß gefärbt, da die Sklerite und die Kopfkapsel erst allmählich einen braunen Farbton annehmen. Kurz nachdem die Junglarven die Eier verlassen haben, wandern sie in die Umgebung ab und beginnen nach geeigneter Nahrung zu suchen. Ohne Futter leben sie nicht länger als einen halben bis einen Tag, da ihre Energiereserven bald erschöpft sind. Treffen sie auf eine geeignete Pflanze, so fressen sie zunächst an den feineren und später an den kräftigeren Wurzeln. LÖTTGE (1955) gibt an, daß sich die Larven von *P. atra* und *cruciferae* zu 85% in den oberen 5 cm des Bodens aufhalten sollen, aber je nach der Entwicklung des Wurzelsystems können sie auch in Tiefen bis zu 20 oder 30 cm angetroffen werden (NEWTON 1928b, BÖRNER und BLUNCK 1920, PYATAKOVA 1928). Sobald die nächste Häutung bevorsteht, entfernen sich die Larven oft ein Stück von der Fraßstelle, ehe sie eine halbkreisförmige Stellung einnehmen. In dieser Haltung bleiben sie ungefähr 1 Tag lang mehr oder minder unbeweglich liegen, bevor die alte Kutikula platzt und abgestreift werden kann.

Bei allen von mir untersuchten *Phyllotreta*-Arten kommen 3 Larvenstadien vor. Dies entspricht den Beobachtungen anderer Autoren an *P. cruciferae*, *vittata* und *undulata* (TAYLOR 1918, BÖRNER und BLUNCK 1919 und 1920, WESTDAL und ROMANOW 1973, HARUKAWA und TOKUNAGA 1938). Die Behauptung von PYATAKOVA (1928), daß demgegenüber bei *P. nemorum* 4 Larvenstadien auftreten, trifft dagegen nach meinen Beobachtungen nicht zu. Ein weiteres Stadium kann allerdings dadurch vorgetäuscht werden, daß die Kranialnähte schon einige Zeit vor der Häutung auseinanderklaffen, so daß der Kopf etwas größer erscheint. In den Abbildungen 72 - 76 sind die Kopfkapselbreiten (KKB) verschiedener von mir un-

tersuchter Arten wiedergegeben. Aus der Literatur lassen sich noch Werte für *P. cruciferae* ergänzen, die in kanadischen Populationen nach WESTDAL und ROMANOW (1972) für die 3 Stadien im Mittel bei 126, 175 bzw. 264 μ liegen sollen. HARUKAWA und TOKUMAGA (1938) untersuchten *P. vittata* in Japan und erhielten durchschnittliche KKB von 158, 227 und 323 μ , die meinen Werten aus der europäischen Population gut entsprechen (s. Abb. 72). Für *P. nigripes* und *nodicornis* kann ich lediglich die Maße der L_1 angeben, da weniger Ausgangsmaterial vorhanden war und die Zucht älterer Larven nur selten gelang. Im Fall von *P. nigripes* betrug die KKB des ersten Larvenstadiums in den meisten Fällen 137 - 145 μ , während sich für *P. nodicornis* Größen von 128 - 137 μ ergaben. Die Kopfkapselbreiten der verschiedenen Arten sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt. Die angegebenen Werte gelten nur für die Mehrheit der Larven. Daneben treten aber auch zahlreiche Individuen mit intermediären Größen auf (Abb. 72 - 76).

Tabelle 10 : Kopfkapselbreiten der verschiedenen Larvenstadien von *Phyllotreta* spp.

Phyllotreta-Art	Kopfkapselbreiten (μ)			Anzahl Larven
	L_1	L_2	L_3	
<i>armoraciae</i>	214 - 239	299 - 342	453 - 487	102
<i>atra</i>	120 - 137	163 - 188	205 - 256	70
<i>nemorum</i>	171 - 197	257 - 299	359 - 419	1972
<i>nodicornis</i>	128 - 137			26
<i>nigripes</i>	137 - 145			12
<i>undulata</i>	145 - 180	205 - 257	299 - 325	622
<i>vittata</i>	163 - 197	214 - 257	308 - 342	1275

Wie ein Vergleich zeigt, kommen also bei der L_1 der einfarbigen Arten *P. atra*, *nigripes* und *nodicornis* kleinere Kopfkapselbreiten vor als bei den gelbgestreiften Erdflöhen *P. undulata*, *vittata*, *nemorum* und *armoraciae*. Die beiden letztgenannten Arten gehören allerdings auch als Imagines zu den größten Käfern

der Gattung, aber im Fall von *P.undulata* und *vittata* stimmen die Maße der adulten Tiere mit denen der einfarbigen Arten überein.

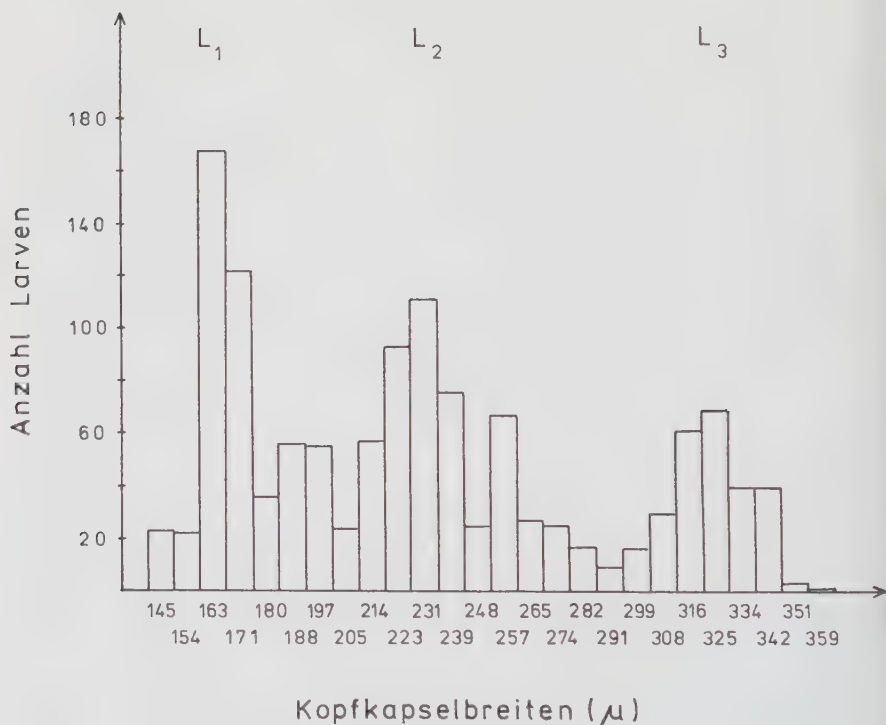


Abb. 72 : Kopfkapselbreiten bei Larven von *P.vittata*.

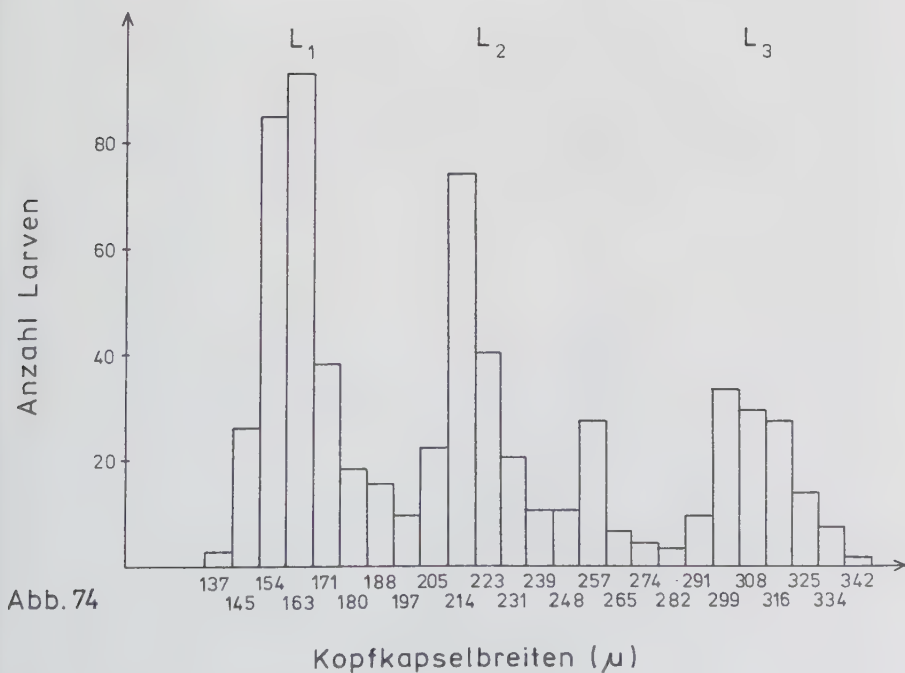
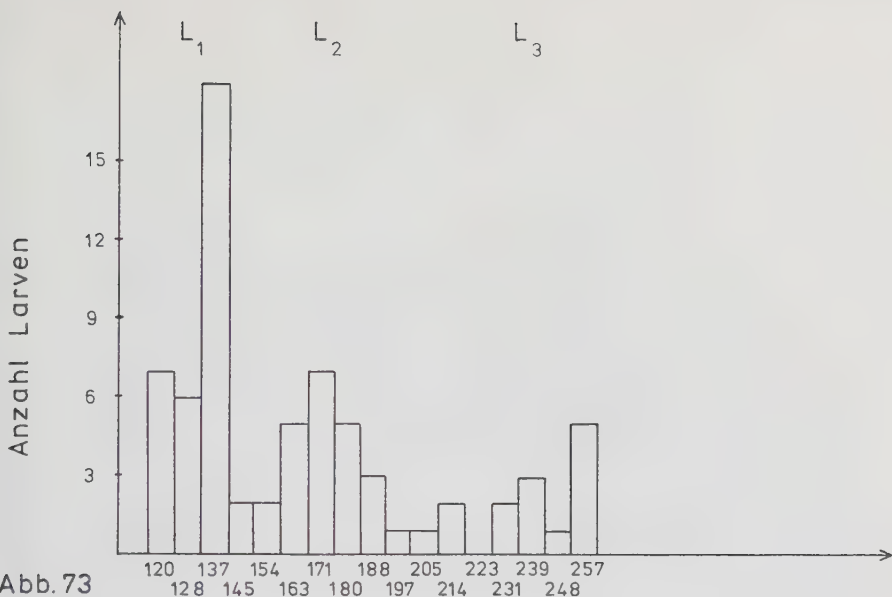


Abb. 73 und 74 : Kopfkapselbreiten bei Larven von *P. atra* (oben) und *P. undulata* (unten).

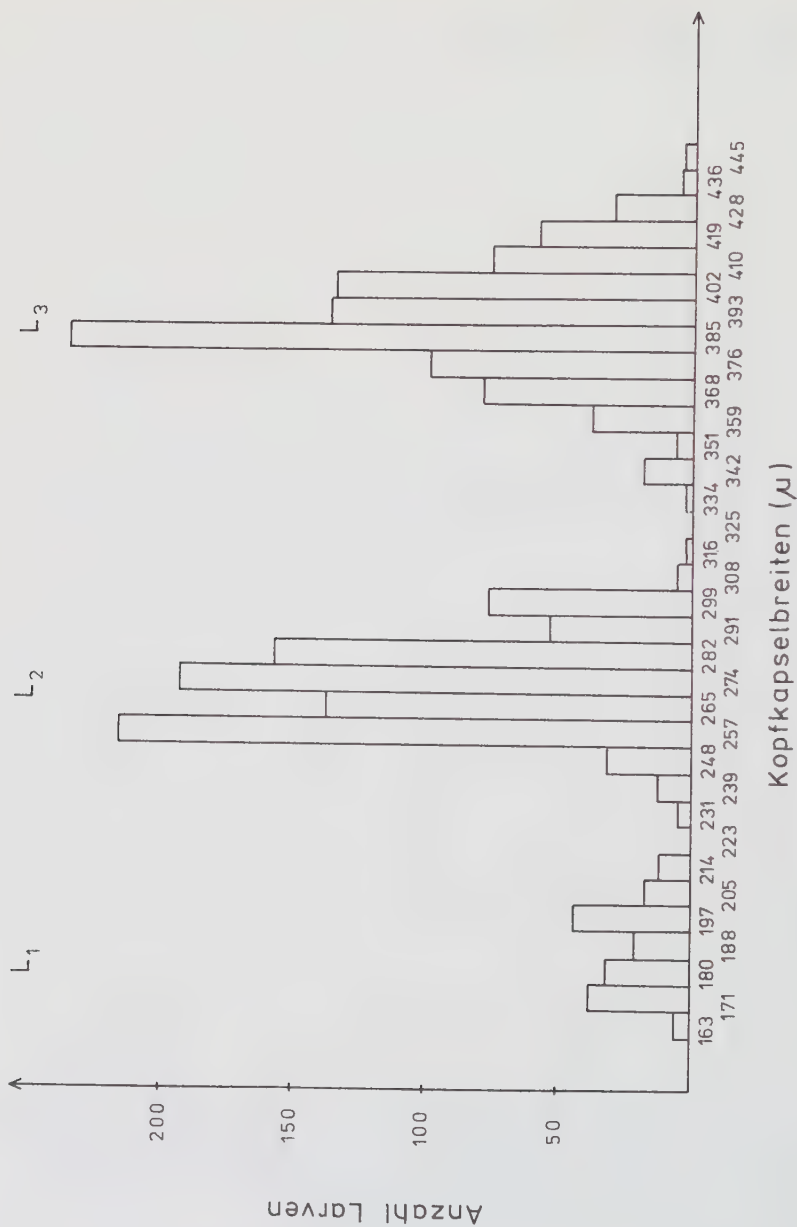


Abb. 75 : Kopfkapselbreiten bei Larven von *P.nemorum*.

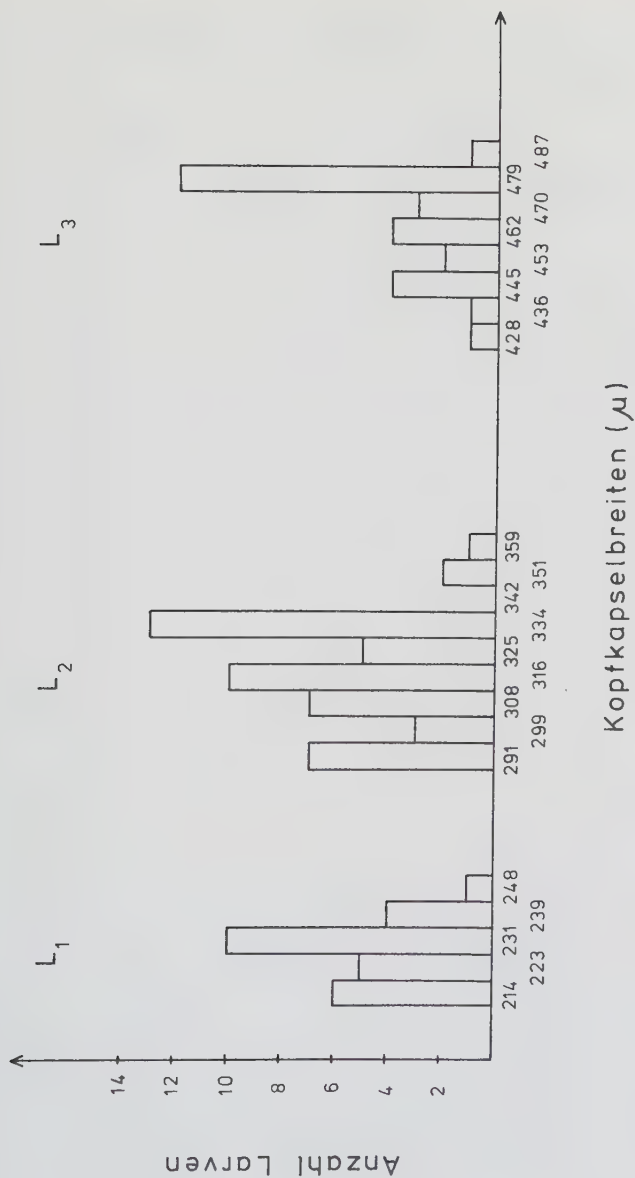


Abb. 76 : Kopfkapselbreiten bei Larven von *P.armoraciae*.

Die Körperlängen der Larven liegen in den ersten beiden Stadien bei den kleineren Arten, d.h. *P. atra*, *vittata* und *undulata* zwischen 0,9 - 1,7 bzw. 1,9 - 3,0 mm. Als Altlarve erreicht *P. atra* dann aber häufig Größen von mehr als 5,0 mm, während *P. undulata* und *vittata* gewöhnlich unter diesem Wert bleiben. Im Vergleich hierzu betragen die Längen von *P. armoricanae*, der größten Art der Gattung, 1,7 - 2,2 sowie 2,5 - 3,2 und 3,9 - 7,3 mm. HARUKAWA und TOKUNAGA (1938) führten Untersuchungen über die Änderung der Länge, Breite und des Volumens der Larven im Verlauf der Entwicklung durch. Dabei stellten sie fest, daß das größte Wachstum jeweils am Anfang eines Stadiums stattfindet, während die Rate anschließend abnimmt und sich auf einem niedrigeren Niveau stabilisiert. Die höchste tägliche Volumenzunahme wird bei der jungen L_1 erreicht, während die L_2 die niedrigste Wachstumsrate besitzt.

Die Verpuppung findet sowohl bei den bodenlebenden als auch bei den oberirdisch fressenden Phyllotreta-Arten in der Erde statt. Allerdings bevorzugen die Minierer mehr die oberen Bodenschichten, während die Puppen derjenigen Arten, deren Larven an Wurzeln fressen, auch noch in Tiefen bis zu 20 cm anzutreffen sind (NEWTON 1928b, BÖRNER und BLUNCK 1920). Vor der Verpuppung ziehen sich die Larven meist etwas aus dem Wurzelbereich zurück, ehe sie mit dem Bau einer Erdzelle beginnen. Die Größe dieser Puppenwiege lag nach meinen Beobachtungen bei *P. vittata* zwischen 2,0 - 2,5 mm x 2,5 - 3 mm, während PYATAKOVA (1928) für *P. cruciferae* Werte von 2,0 - 2,5 mm x 3,2 - 3,7 mm feststellte. Die Wände der Erdzelle sind glatt und durch ein Sekret der Larve ausgekleidet und verfestigt (NEWTON 1928b, PYATAKOVA 1928). Die letztgenannte Autorin konnte bei *P. cruciferae* beobachten, daß am Hinterende der Tiere Tropfen einer klebrigen Flüssigkeit austreten, die dann mit dem Mund abgenommen und zum Bau der Erdhöhle verwendet werden. Für die Fertigstellung dieser Puppenwiege benötigen die Larven laut PYATAKOVA (1928) bis zu 24 Std. Anschließend stellen die Tiere ihre Aktivität ein und gehen unter Verkürzung und Verbreiterung des Körpers in das Vorpuppenstadium über. Die Ge-

stalt ist jetzt dicker und gedrungener als bei den Larven, und der Kopf sowie die vorderen Brustsegmente bilden einen stumpfen Winkel mit dem gerade nach hinten gerichteten Abdomen. Bei der nun folgenden Häutung platzt die Kutikula in der Kopf- und Prothoraxregion auf, und die Puppe befreit sich durch Kontraktionen, Expansionen und Bewegungen des Abdomens. Die abgestreifte Haut bleibt oft noch als zusammengeschrumpfter dunkler Partikel an ihrem letzten Segment hängen. Innerhalb des Puppenstadiums lassen sich wiederum mehrere Entwicklungsabschnitte unterscheiden, die durch Farbänderungen gekennzeichnet sind. Charakteristisch ist z.B. die zunehmende Pigmentierung der Augen, die von weiß über hellbraun zu dunkelbraun übergeht. Die Dauer dieser einzelnen Stadien beträgt im Fall von *P.vittata* bei 20° 4,7 bzw. 1,9 und 2,9 Tage. Weitere typische Farbänderungen treten außerdem an Mandibeln und Extremitäten auf. Eine genaue Darstellung dieser Umwandlungsprozesse wird in der Arbeit von HARUKAWA und TOKUNAGA (1938) gegeben. Bei diesen Autoren sowie bei PYATAKOVA (1928) und NEWTON (1928b) finden sich auch Beschreibungen und Zeichnungen zur allgemeinen Morphologie des Puppenstadiums. Wie HARUKAWA und TOKUNAGA (1938) an *P.vittata* und PYATAKOVA (1928) an *P.cruciferae* feststellten, kann man schon bei der Puppe das Geschlecht des zukünftigen Käfers erkennen, da das letzte Abdominalsegment des ♀ 2 stärkere Höcker besitzt, während im Fall der ♂ nur eine flache Vorwölbung vorhanden ist. Beim Schlüpfen der Imagines platzt die Puppenhaut dorsal im Thoraxbereich auf, und der Käfer befreit zunächst den Kopf, dann Beine und Antennen und zuletzt das Abdomen (NEWTON 1928b). Der ganze Schlüpfvorgang dauert insgesamt 10 - 15 Minuten (PYATAKOVA 1928). Die jungen Käfer sind einige Zeit lang gelblich grau gefärbt, da der Sklerotisationsprozeß erst allmählich einsetzt. Wie WESTDAL und ROMANOW (1972) an *P.cruciferae* beobachteten, ist die Kutikula nach ungefähr 6 Std. schon leicht angedunkelt, aber die volle Ausfärbung wird erst nach 48 Std. erreicht. Einen ähnlichen zeitlichen Verlauf konnte ich auch an den gelbgestreiften Erdflöhen *P.vittata* und *undulata* beob-

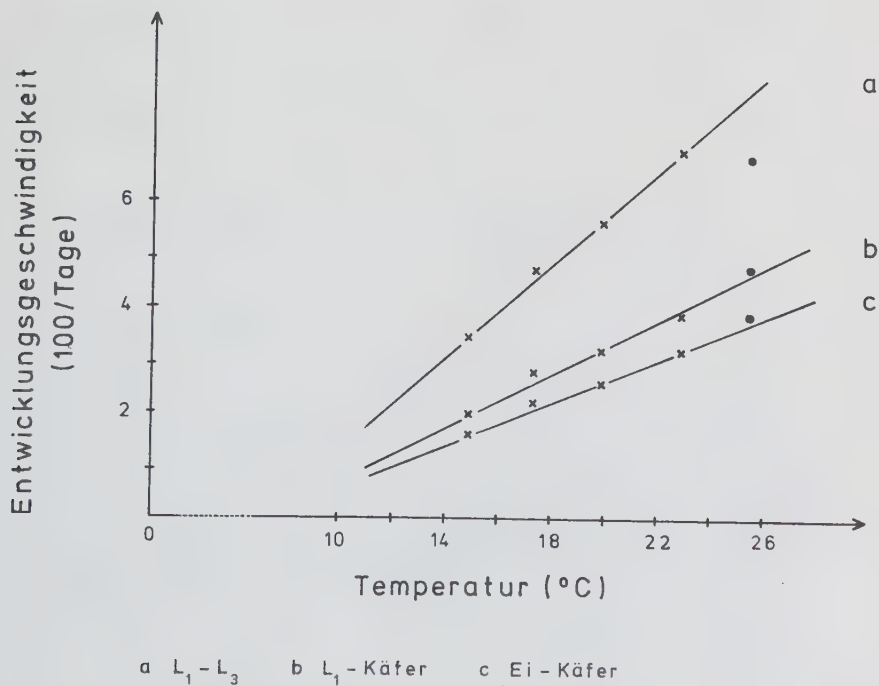
achten. Bei diesen Arten beginnt die Flügelzeichnung nach ungefähr einem halben Tag deutlich hervorzutreten. Zu diesem Zeitpunkt sehen die Käfer aber noch grau-schwarz bzw. gelblich-weiß aus und erst nach etwa 2 Tagen wird eine normale Schwarz- und Gelbfärbung erreicht, die aber immer noch etwas heller ist als diejenige der alten Imagines. Die Erdflöhe bleiben in der Regel so lange in der Puppenwiege, bis der Sklerotisationsprozeß abgeschlossen ist. Widrige Umweltbedingungen, wie z.B. große Trockenheit, die den Boden verhärtet hat, können die Käfer auch länger zurückhalten (TAYLOR 1918).

Abschließend möchte ich noch kurz am Beispiel von *P.vittata* auf die Entwicklungsdauer der einzelnen Stadien eingehen. Um das Wachstum kontinuierlich im Labor verfolgen zu können, zog ich die Larven nicht in Erde auf, sondern hielt sie zwischen Filterpapierscheiben in Petrischalen (s. Kapitel 3.4.1.). Bei dieser Methode war die Beobachtung wesentlich vereinfacht, aber andererseits ergaben sich sehr hohe Mortalitätsraten. So überlebten bei *P.vittata* nur maximal 30% der Junglarven bis zur L_2 , während dann anschließend ungefähr 80 - 100% das jeweils nächste Stadium erreichten. Die Betäubungen mit Eis, die für die Messungen vorgenommen werden mußten, mögen auch eine gewisse Rolle bei der Sterblichkeit der Junglarven gespielt haben. Dieser Einfluß war aber sicher nicht entscheidend, da ein großer Teil der L_1 gewöhnlich schon tot war, ehe die ersten Messungen durchgeführt wurden. Die Überlebensrate wird nicht negativ beeinflusst, wenn mehrere Larven gemeinsam in den Zuchtschalen gehalten werden, da kein Kannibalismus vorkommt.

Der zeitliche Verlauf der postembryonalen Entwicklung und die Dauer der einzelnen Stadien sind in Tabelle 11 am Beispiel von *P.vittata* dargestellt. Von allen Entwicklungsstadien nimmt die Puppenruhe die längste Zeit in Anspruch, gefolgt von L_1 und L_3 , sowie L_2 und der Vorpuppe. In Abb. 77 sind die Entwicklungsgeschwindigkeiten für die Larval-, Postembryonal- (L_1 -Käfer) sowie Gesamtentwicklung (Ei-Käfer) von *P.vittata* bei verschiedenen Temperaturen dargestellt.

Tabelle 11 : Entwicklungsdauer verschiedener Stadien von
P.vittata bei 20°

Stadium	Dauer (Tage)
L ₁	6,7
L ₂	4,6
L ₃	6,3
Vorpuppe	4,2
Puppe	10,0
L ₁ -Käfer	31,8
Anzahl Individuen	38



• Werte von Harukawa et al. (1938)

Abb. 77 : Entwicklungsgeschwindigkeit bei P.vittata

Die Werte von HARUKAWA und TOKUNAGA (1938) für 25,6° entsprechen im Fall der Postembryonal- bzw. Gesamtentwicklung gut den Werten, die sich auf Grund der Geraden ermitteln lassen. Für die Larvalperiode alleine geben die Autoren dagegen wesentlich längere Zeiten an. Solche abweichenden Werte für die Larvendauer können z.B. dadurch entstehen, daß auch Individuen berücksichtigt werden, die irgendwann im Laufe der Entwicklung sterben. Bei diesen Tieren sind dann die vorherigen Stadien oft schon stark verlängert.

Eine weitere Phyllotreta-Art, über die bereits genauere Untersuchungen von anderen Autoren vorliegen, ist *P. cruciferae*. Wie ein Vergleich zeigt, entwickelt sich dieser Erdflöhen bei 20°C langsamer als *P. vittata* (KINOSHITA et al. 1979).

Im Fall der Arten *P. atra*, *nemorum* und *undulata* konnte ich nur wenige Larven durchzüchten, so daß die Unterschiede nicht statistisch gesichert sind. Die Ergebnisse deuten aber an, daß sich *P. atra* bei 23° am langsamsten entwickelt, gefolgt von *P. undulata*, *vittata* und schließlich *P. nemorum*, die von allen Arten die kürzeste Zeit benötigt.

Freilanduntersuchungen über den Verlauf der Larvalentwicklung habe ich nur bei der minierenden Art *P. nemorum* durchgeführt. Bei den anderen Erdflöhen, deren Larven im Boden leben, ist es sehr schwierig genügend Material zu sammeln. Auch in der Literatur konnte ich nur sehr wenige allgemein gehaltene Angaben über die wurzelfressenden Larven finden. Da aber die ersten Eier bei den meisten Arten schon gegen Mitte bis Ende April abgelegt werden können und die Embryonalentwicklung je nach Temperatur 1 - 3 Wochen dauert, sollten die ersten Larven gegen Anfang bis Mitte Mai erscheinen. Höhere Populationsdichten sind zwischen Ende Mai und Anfang August zu erwarten, während die Zahl ab Mitte August schnell zurückgehen dürfte. Bei Arten mit einer Herbstgeneration sollten auch Ende August noch Larven vorhanden sein.

Im Fall der blattminierenden Art *P. nemorum*, die auf Grund ihrer Lebensweise der Beobachtung leichter zugänglich ist, konnte ich die Entwicklung und die Schwankungen der Larvenpopulation genauer verfolgen. Entgegen den Angaben von BÖRNER und

BLUNCK (1920) aus der Leipziger Gegend sowie von H. T. (1930), aus Kent (England), die die zweite Hälfte des Jahres als Beginn des Larvenauftretens ansetzen, fand ich die ersten Larven schon Anfang Mai. Zu diesem Zeitpunkt sind nur junge Entwicklungsstadien vorhanden, aber schon in der zweiten Hainhälfte findet man dann zahlreiche Altlarven. Das auffällige Massenerscheinen setzt dann allerdings erst im Juni ein, und dieses Datum entspricht dann den Angaben der oben genannten Autoren für das Erstauftreten. Die frühen Anfänge des Befalls sind von ihnen wohl übersehen worden. In der Abbildung 78 ist als Beispiel die Populationsentwicklung für das Jahr 1977 dargestellt. Während der Anteil der Junglarven (L_1) gegen Ende Juni noch 12% aller Larvenstadien ausmacht gegenüber 42% L_1 und 46% L_2 (N=1737), ist ihre Zahl Mitte Juli schon auf 1% gesunken, verglichen mit 29% L_1 und 67% L_2 (N=2337). Dementsprechend findet man gegen Ende Juli im allgemeinen nur noch wenige L_1 vor, wenn sie auch in einigen Fällen noch bis Anfang August Junglarven beobachten konnte. Eine Ausnahme bildet der extrem heiße und trockene Sommer des Jahres 1976, als schon Ende Juni keine Larven mehr zu beobachten waren. Hierfür war außer der schnelleren Entwicklungsgeschwindigkeit wohl vor allem die Trockenheit verantwortlich, die einen Teil der später gelegten Eier zum Absterben brachte, so daß keine weiteren Junglarven mehr schlüpften.

Die Imagines der Sommergeneration von *P. atra*, *cruciferae*, *neorum*, *undulata* und *vittata* beginnen Ende Juni/Anfang Juli zu erscheinen. Die schwarzen Arten *P. atra/cruciferae* tauchen etwas später auf als *P. undulata* (JOURDEUIL 1960b, KAUFMANN 1925, LEITCH 1928c). Das Schlüpfen setzt sich dann bis in den September hinein fort, wobei das Maximum je nach Art und Temperatur im Juli bzw. in der ersten Augusthälfte liegt (JOURDEUIL 1960b, BÖRNER und BLUNCK 1919 und 1920, NEWTON 1928b, KAUFMANN 1925).

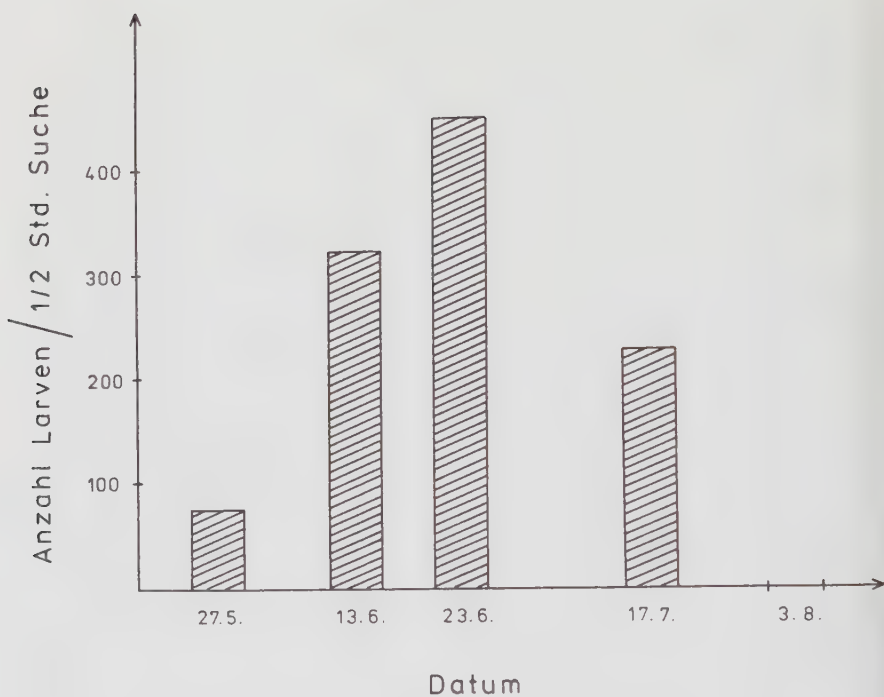


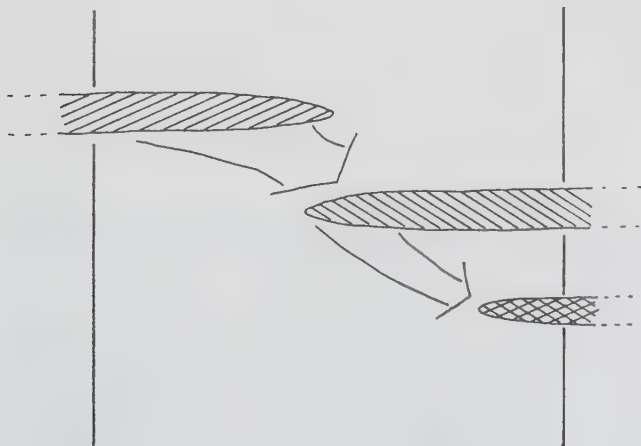
Abb. 78 : Graphik zum Verlauf der Populationsentwicklung bei Larven von *Phyllotreta nemorum* (alle Stadien).

4.3.6. GENERATIONENFOLGE

Die Käfer der Gattung *Phyllotreta* sind entweder univoltin oder fakultativ bivoltin, d.h. bei einigen Arten treten zwei bei anderen drei Generationen pro Jahr auf. Die erste Generation, die ich Überwinterer nennen möchte, besteht aus Käfern, die vom Vorjahr stammen und als Imagines überwintert haben. Nach einem Reifefraß im Frühjahr beginnen sie Eier abzulegen, aus denen dann die zweite Generation, die Sommergeneration schlüpft. Da die Eiablageperiode der Überwinterer mehrere Wochen dauert, zieht sich das Erscheinen der neuen Generation über längere Zeit hin. Bei einigen *Phyllotreta*-Arten können die früh geschlüpften Individuen der Sommergeneration ihrerseits reif werden und eine Herbstgeneration erzeugen.

WINTER

WINTER



Überwinterer



Sommergeneration



Herbstgeneration

Abb. 79: Schema zur Generationenfolge bei *Phyllotreta* spp.

Die Herbstgeneration und die spät geschlüpften Käfer der Sommergeneration gehen ins Winterquartier und werden somit zu Überwinterern. Bei univoltinen Arten tritt keine Herbstgeneration auf, d.h. die Überwinterer setzen sich nur aus den Käfern der Sommergeneration zusammen. Überwinterer und Sommergeneration bzw. Sommer- und Herbstgeneration überlappen sich zeitlich (Abb. 79).

Hinsichtlich der Frage der Generationenzahl der einzelnen Phyllotreta-Arten findet man in der Literatur sehr widersprüchliche Angaben. In älteren Veröffentlichungen, vor allem aus Rußland, aber auch aus den USA, werden meist für alle Arten, einschließlich *P. nemorum*, mehr als 1 Generationen pro Jahr angenommen (GIBSON 1913a, SAKHAROV 1929, PYATAKOVA 1928, SACHAROV 1913, ROSSIKOV 1916). Diese Feststellungen beruhen aber wohl auf Beobachtungen der Populationsentwicklung statt auf Sektionsbefunden über den Reifezustand der Gonaden, und ein solches Vorgehen kann zu Fehlinterpretationen führen. So berichtet z.B. TAYLOR (1918), daß plötzlich größere Mengen an Jungkäfern auftauchen und eine neue Generation vor-täuschen können, wenn nach einer längeren Trockenperiode wieder Regen einsetzt. Dies ist dadurch bedingt, daß es den Erdflöhen in dem harten Boden vorher nicht gelungen ist, bis zur Oberfläche vorzudringen.

Die Ergebnisse von LÖTTGE (1955), KAUFMANN (1925) und JOURDHEUIL (1960b) sind dagegen als zuverlässiger anzusehen, da sie auf Sektionsbefunden oder Beobachtungen der Eiablage beruhen. Die beiden letztgenannten Autoren stellten bei *P. nemorum* nur eine Generation fest, und dies stimmt mit meinen Beobachtungen überein, da ich ebenfalls niemals reife Käfer der Sommergeneration finden konnte.

P. undulata besitzt dagegen nach der übereinstimmenden Meinung aller drei obengenannten Autoren eine Herbstgeneration. Für KAUFMANN (1925) ergab sich diese Schlußfolgerung aus der Beobachtung, daß Jungkäfer, die im Juni gefangen und ins Labor gebracht worden waren, noch mit der Eiablage begannen. Die Feststellungen von JOURDHEUIL (1960b) und LÖTTGE (1955) beruhen dagegen auf Sektionen von Freilandmaterial. Nach

Angaben von JOURDHEUIL (1960b) liegt der Prozentsatz reifer Käfer in der 1. bzw. 2. Augushälfte bei 29 - 3%, während LÖTTGE (1955) 59 - 3% feststellte. Bei meinen Untersuchungen im Rheintal konnte ich Werte von bis zu 40% feststellen (N=490). Eventuell sind aber in den Zahlen aus den zwei oben genannten Arbeiten auch noch einige Überwinterer enthalten, da die beiden Autoren Überwinterer und Sommergeneration nicht nach der Färbung unterschieden haben. Sie nehmen vielmehr an, daß es sich im August nur um junge ♀♀ handeln kann, da die Altkäfer schon alle Anfang bis Ende Juli gestorben sein sollen. Zumindest im Rheintal können aber Anfang August z.T. noch bis zu 4% Altkäfer vorhanden sein. Dies läßt sich folgendermaßen feststellen: Bei den gelben Arten hat man im Gegensatz zu den einfarbigen Erdflöhen die Möglichkeit, die Überwinterer und Sommergeneration an der Färbung der Streifen zu unterscheiden. Während nämlich die Käfer des Vorjahres ein dunkelgelbes Aussehen haben, kann man die neuen Käfer an ihrem hellgelben Farbton erkennen (Abb. 80). Der Dunkelungsprozeß geht sehr langsam vor sich, so daß die bräunliche Färbung



Abb. 80 : *Phyllotreta armoraciae*; links Käfer der Sommergeneration, rechts Käfer aus der Überwinterergeneration.

erst spät im Sommer des nächsten Jahres deutlich in Erscheinung tritt. Im Juli lassen sich daher Überwinterer und Sommergeneration noch nicht in jedem Fall mit Sicherheit unterscheiden. Der Anteil ♀♀ mit weiterentwickelten Eiern schwankt im Juli stärker und nimmt dann im Verlauf des August ab, da in diesem Zeitraum weitere Jungkäfer schlüpfen, die alle unreif bleiben. JOURDHEUIL (1960b) beobachtete außerdem, daß auch ♀♀ der Sommergeneration, die schon Eier abgelegt haben, im August Oocyten rückresorbieren und keine neuen Eier mehr ausbilden. Im September sind dann noch bis zu 4%, im Oktober schließlich keine reifen ♀♀ mehr vorhanden (N=439).

Bei *P.armoraciae* beginnt ebenfalls noch ein Teil der neuen Generation im gleichen Jahr mit der Eiablage und zwar konnte ich im August 5-10% entwickelte ♀♀ feststellen (N=310).

Im Fall von *P.vittata* befanden sich unter den wenigen seziierten Jungkäfern, die nicht parasitiert waren, ebenfalls einige ♀♀ mit zumindest teilweise entwickelten Gonaden. Bei dieser Art ist also unter günstigen Witterungsbedingungen eventuell auch mit einer zahlenmäßig geringen Herbstgeneration zu rechnen.

Im Fall der einfarbigen Arten lassen sich Überwinterer und Sommergeneration dagegen nicht sicher unterscheiden, und darum ist es schwierig, die Frage der Generationenzahl nach Freilandbeobachtungen zu entscheiden. Negativ verlaufende Laborexperimente lassen auch keine eindeutigen Aussagen zu, weil selbst reife Altkäfer die Eiablage bei Käfighaltung in den meisten Fällen weitgehend einstellen. Da aber bei *P. atra/cruciferae* der Gesamtanteil reifer ♀♀ im August bei 10% lag (N=415), was der Anzahl an Altkäfern entsprechen dürfte, tritt hier wohl keine Herbstgeneration auf. Diese Annahme würde mit den Ergebnissen von JOURDHEUIL (1960b) und LÖTTGE (1955) übereinstimmen. KAUFMANN (1925) gibt dagegen an, daß er bei einigen jungen Käfern, deren Elytren noch nicht völlig erhärtet waren, reife Eier feststellen konnte. Diese Beobachtung kann ich mir nur schwer erklären, da die Eibildung

etwa eine Woche in Anspruch nimmt und der Härtungsprozeß schneller abgeschlossen sein sollte.

Bezüglich der Arten *P.aerea*, *consobrina* und *nigripes* sei auf die Ergebnisse von JOURDHEUIL (1960b) verwiesen. Dieser Autor stellte fest, daß bei *P.aerea* und *consobrina* ein Teil der Sommergeneration (nie mehr als 50%) Eier entwickelte, während bei *P.nigripes* alle Jungkäfer unreif blieben. Das Vorhandensein bzw. Fehlen einer Herbstgeneration beeinflußt zusammen mit anderen Faktoren, auch die Abundanz und Dominanz der einzelnen Phyllotreta-Spezies. Wie schon im Kapitel 4.1. erwähnt wurde, kann das Zahlenverhältnis der Erdflöh-Arten im Verlauf des Jahres stark schwanken. Diese Veränderungen sind z.T. durch abweichende Entwicklungsgeschwindigkeiten und zeitliche Differenzen beim Aufsuchen und Verlassen des Winterquartiers bedingt. Ein weiterer Faktor, der eine gewisse Rolle spielt, ist das Auftreten einer Herbstgeneration. So stellte JOURDHEUIL (1960b) fest, daß *P.aerea* und *consobrina*, bei denen die Käfer der Sommergeneration teilweise Eier legen, im Herbst die häufigsten Arten auf jungen kultivierten Kruziferen sind. Das gleiche trifft nach meinen Beobachtungen für *P.undulata* zu, die im Herbst auf Rapsfeldern stark dominiert. Wie WYLIE (1979) bei *P.cruciferae* feststellte, suchen früh geschlüpfte Imagines das Winterquartier eher auf als spät erscheinende Käfer derselben Art. Dies könnte möglicherweise dadurch bedingt sein, daß letztere noch etwas Zeit benötigen, um genügend Fettreserven aufzubauen. Erdflöhe mit einer Herbstgeneration, also vielen spät geschlüpfen Individuen, sollten demnach schon aus diesem Grunde gegen das Ende der Saison hin überwiegen.

4.3.7. AUFSUCHEN DER WINTERQUARTIERE

4.3.7.1. Freilandbeobachtungen

Im Spätherbst, einige Wochen bevor das Winterquartier aufgesucht wird, konzentrieren sich die Käfer oft in großen Mengen auf einzelnen Raps- oder Rübsenfeldern, die man meist schon an ihrem charakteristischen Aussehen erkennen kann (Abb. 81). Die Pflanzen sind häufig geschossen und haben nur sehr kleine Blätter entwickelt, so daß der Bestand dünn und bis zum Boden hin lichtdurchlässig ist. Vor allem aber fällt die große Anzahl gelber und brauner Blätter auf, die dem Rapsfeld eine charakteristische gefleckte Färbung verleihen.



Abb. 81 : Rübsenfeld mit starkem Erdflohbefall.

Zunächst könnte man annehmen, daß der Erdflohbefall die primäre Ursache für die oben genannten Phänomene darstellt, aber dies kann aus den folgenden Gründen wohl nicht der Fall sein: Die Gelbfärbung ist z.B. nicht auf den intensiven Käferfraß zurückzuführen, da die verfärbten Blätter z.T. überhaupt nicht befallen sind. Umgekehrt konnte ich auf anderen Feldern mit

hohen Dichten von Schmetterlingsraupen bzw. Blattwespenlarven und infolgedessen starkem Fraß keine Welkeerscheinungen beobachten. Gegen die primäre Verursachung durch Erdflöhe spricht außerdem noch die Tatsache, daß man gelegentlich auch Felder findet, die das oben erwähnte charakteristische Aussehen zeigen, ohne von Käfern befallen zu sein. Einen Einfluß von Sätezeitpunkt oder Sorte kann man ebenfalls ausschließen, da unter identischen Bedingungen in benachbarten Feldern normalentwickelter Raps auftrat. Der schlechte Zustand der Pflanzen dürfte wohl eher auf die Bodenbeschaffenheit oder auf eine Krankheit zurückzuführen sein, während der starke Erdflohbefall dann nur ein sekundäres Phänomen darstellt. Ich nehme an, die Bevorzugung dieser Felder rührt daher, daß die Käfer vor allem sonnige Bestände aufsuchen und außerdem stark von gelben Farben angelockt werden (s.unten). Diese Vorliebe könnte nun dazu führen, daß bei benachbarten Rapsfeldern diejenigen mit höheren Gelbanteil bevorzugt werden.

Der Zeitpunkt, zu dem die Käfer ihre Futterpflanzen verlassen und die Winterquartiere aufsuchen, liegt je nach Art im Spätsommer bis Spätherbst. Als erste verschwinden die Jungkäfer von *P.nemorum*, die nach einer kurzen Fraßperiode schon im August zu den Überwinterungsplätzen abwandern. Auch bei Käfighaltung unter natürlichen Temperaturbedingungen stellten die Käfer gegen Ende August die Nahrungsaufnahme ein und zogen sich in Verstecke zurück. Da das Aufsuchen der Winterquartiere bei *P.nemorum* sehr früh eintritt, ist hier wohl nur die Tageslänge als Auslöser von Bedeutung. Bei den anderen Arten, vor allem bei den spätgeschlüpften Individuen, spielt auch die Temperatur eine wesentliche Rolle. Im September, wenn nur noch einzelne Exemplare von *P.nemorum* auf den Futterpflanzen zu finden sind, kommen die anderen Arten dagegen noch häufig vor. Ihre Zahl beginnt aber auf den Kohlfeldern bereits zurückzugehen. Auf Rapsschlägen, die im allgemeinen vor allem von *P. undulata* befallen sind, kann man dagegen noch bis Ende Oktober zahlreiche Käfer finden. Wie die Abbildungen 82 und 83 zeigen, ließ sich im Verlauf des Oktobers 1974 und 1975 keine eindeutige kontinuierliche Veränderung im Zahlenverhältnis von

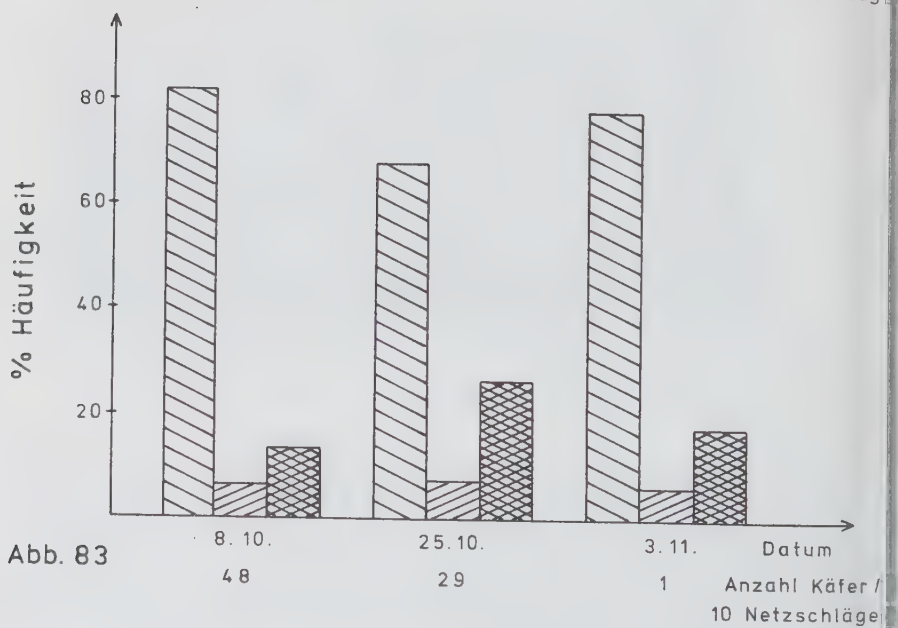
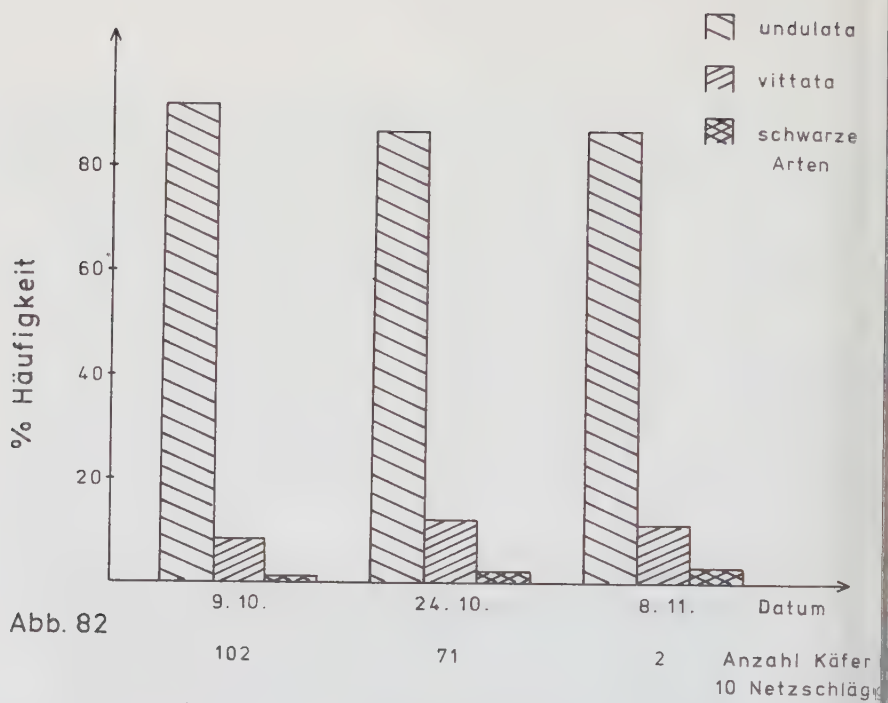


Abb. 82 und 83 : Aufsuchen des Winterquartiers
1975 (oben), 1974 (unten).

P.vittata, *undulata* und der Gruppe der schwarzen Erdflöhe feststellen (71 bzw. 85% *diademata*, 8 bzw. 14% *atra*, 1 bzw. 4% *cruciferae* und *nigripes*) (1974 N = 12926; 1975 N = 18629). Diese Arten, die im Herbst auf den Rapsfeldern anzutreffen sind, suchen also Ende Oktober bzw. Anfang November zu gleicher Zeit das Winterquartier auf.

Es liegen bereits verschiedene Untersuchungen über die Freilandüberwinterung der *Phyllotreta*-Arten vor. Die meisten Autoren sind der Ansicht, daß nur wenige Individuen auf dem Feld bleiben, während der größte Teil der Käfer in nahegelegene Winterquartiere abwandern soll (KAUFMANN 1925, BLUNCK 1932, NEWTON 1928b). Mehreren Angaben zufolge kommen als Überwinterungsplätze mäßig feuchte Orte mit viel Laubstreu in Frage, also Waldränder, bewachsene Böschungen, Hecken und Gehölzgruppen (TISCHLER 1951, GÜNTHART 1949, BLUNCK 1932, LÖTTGE 1955). Stellen mit dichtem Graswuchs oder ohne Fallaub sollen dagegen gemieden werden (LÖTTGE 1955). Während KAUFMANN (1925) und LÖTTGE (1955) beobachteten, daß die Erdflöhe z.T. auch im Boden und zwar bis zu einer Tiefe von 10 cm überwintern, behauptet NEWTON (1928b), daß ausschließlich oberirdische Versteckplätze aufgesucht werden. Hierfür kommt nicht nur die Laubstreu in Frage; die Käfer wurden vielmehr auch an den verschiedensten anderen Orten, wie Vogelnestern, Mauer- und Rindenspalten sowie Nadelbaumzapfen, gefunden (PYATAKOVA 1928, ROSTRUP und THOMSEN 1931, RENKEN 1956). RENKEN (1956) nimmt deshalb an, daß die Käfer keine besonderen Ansprüche an das Winterquartier stellen, sondern irgendwelche geschützten Stellen in der Nähe der sommerlichen Fraßstellen aufsuchen. Da in der Literatur widersprüchliche Angaben über die Art der Winterquartiere vorliegen, habe ich die diesbezüglichen Verhältnisse an einem Raps- und einem Kohlfeld in der Umgebung von Freiburg im Breisgau untersucht. Der Rapsacker, dessen Abmessungen ungefähr 7 m x 120 m betrugen, war ringsum von Feldern umgeben, die keine Nahrungspflanzen für *Phyllotreta* boten. Der nächstgelegene Waldrand bzw. Gebüschstreifen lag etwa 1 km entfernt, auf einer benachbarten Wiese befand sich eine Gruppe von mehreren Obstbäumen. In der Zeit

von Mitte Dezember bis Ende Januar wurden an 6 verschiedenen Stellen des Feldes Proben genommen, die jeweils einen Bereich von 30 x 30 cm umfaßten. Zunächst erfolgte eine Kontrolle der Erdoberfläche nach Käfern und Gegenständen, die als Versteckplätze in Frage kamen. Nach der Anlage eines seitlichen Grabens ließ sich der Boden leicht in Schichten von 0-5, 5-10 und 10-15 cm Tiefe abtragen. Die Erde wurde, in Plastiksäcke verpackt, ins Labor gebracht und dort entweder sofort in einer Salzlösung aufgeschwemmt oder zunächst getrocknet und anschließend auf einer hellen Unterlage nach Käfern durchsucht.

Wie die Beobachtungen ergaben, gilt für *P. undulata*, *vittata* und *diademata* gleichermaßen, daß der überwiegende Teil der Käfer, nämlich 83-88%, außerhalb des Bodens überwintert, während sich nur 12 - 17 % in der Erde und zwar bevorzugt in den obersten 5 cm aufhalten (Abb. 84). Als oberirdische Versteckplätze kamen auf den untersuchten Rapsfeldern vor allem Getreidehalme in Frage. In unserer Gegend werden Raps und Rüben nämlich besonders häufig als Zwischenfrucht von Getreide und Mais angebaut, da man sie in der Regel nur als Futtermittel oder zur Gründüngung verwendet. Deshalb finden sich auf den meisten Rapsfeldern noch Strohhalme, die nach der Ernte des Getreides und dem Umpflügen des Ackers auf dem Feld liegen bleiben. Diese Halme stellen ideale Überwinterungsplätze für die Erdflöhe und viele andere Insekten dar. TISCHLER (1968) zählt in seiner Arbeit über "Getreidestoppeln als Winterlager für Kleintiere" zahlreiche verschiedene Insektenarten auf, aber er erwähnt keine Erdflöhe. Dies erklärt sich wohl daraus, daß er ungepflügte und mit Klee angesäte Stoppelfelder untersucht hat. Dort wird man die *Phyllotreta*-Arten, da sie zur Gruppe der Stand- oder Nahüberwinterer gehören, natürlich nur dann finden, wenn Kruziferenbestände in der Nähe sind.

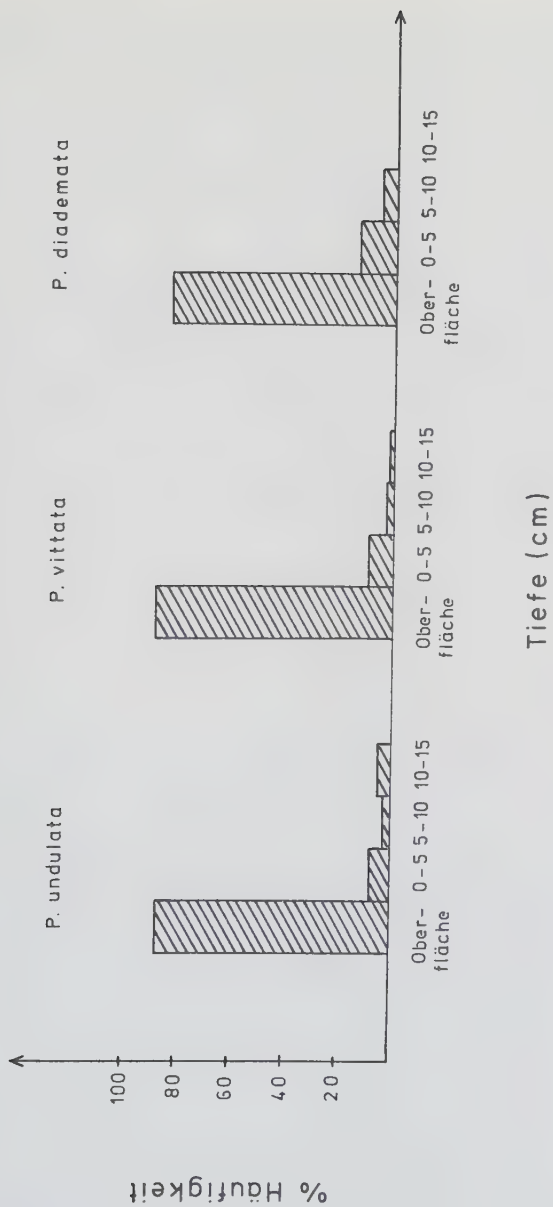


Abb. 84 : Vertikale Verteilung der Käfer im Winterquartier.

Ein Widerspruch besteht zwischen meinen Ergebnissen und den Resultaten von LÖTTGE (1955). Dieser Autor fand zahlreiche Käfer in und unter der Laubstreu, aber nur wenige Individuen an denjenigen Stellen, die von Weizen- oder Rapsstroh bedeckt waren. Da er in seiner Tabelle aber 'unter' und nicht 'in' Stroh angibt, wäre es denkbar, daß er das Innere der Halme nicht berücksichtigt hat, so daß ein großer Teil der Käfer übersehen wurde.

Da die Erdflöhe also vorwiegend an der Oberfläche überwintern, stellte sich die Frage, ob das Pflügen des Feldes im Herbst einen Einfluß auf die Überlebensrate im Winter hat. Bei einer Pflugtiefe von 20-25 cm befindet sich immerhin der größte Teil der Käfer anschließend tiefer in der Erde als ihrem normalen Aufenthaltsort entspricht. Aus meinen Untersuchungen zum Aktivitätsbeginn der Phyllotreta-Arten im Frühjahr (s.S. 61) ergab sich auch die Gesamtzahl der geschlüpften Erdflöhe in den beiden Teilen des Feldes. Während im gepflügten Bereich 571 Tiere erschienen, wurden in der ungepflügten Parzelle 508 Käfer gezählt. Die Bearbeitung des Feldes im Herbst hat also wohl keinen bedeutenden Einfluß auf die Mortalitätsrate der Erdflöhe.

Wie schon erwähnt, sind die meisten Autoren der Ansicht, daß die Mehrheit der Käfer das Feld verläßt, auf dem sie im Herbst gefressen haben, um in Winterquartiere in der näheren Umgebung abzuwandern. Meinen Untersuchungen zufolge bleibt jedoch häufig ein sehr großer Teil der Erdflöhe auf dem Feld und sucht dort vorhandene Versteckplätze auf. Einen ersten diesbezüglichen Hinweis ergab schon die Tatsache, daß die Zahl der Käfer pro Flächeneinheit auf Rapsfeldern im Winterquartier höher war als während des Herbstfangs. Es konnte also keine starke Abwanderung stattgefunden haben. Allerdings sind die Zahlen nicht direkt vergleichbar, weil beim Netzfang im Herbst nur ein Teil der Tiere erfaßt wird, da der Raps schon relativ hoch und dicht gewachsen ist. Die anderen Käfer sitzen entweder zu tief unten oder werden schon vorher abgeschüttelt und springen fort. Die Annahme, daß die Erdflöhe zum größten Teil auf dem Feld überwintern, wird

durch das Ergebnis von Probenahmen in der Umgebung des Ackers bestätigt. Während in der Streuschicht des Feldes im Mittel 67 Käfer pro 900 cm² gefunden wurden, betrug die mittlere Dichte am Feldrand nur 3 Käfer pro Flächeneinheit (insgesamt 15 Proben). Für die Untersuchung im Umkreis des Ackers wurden Stellen ausgewählt, die ungefähr einen halben Meter vom Feldrand entfernt lagen und von zahlreichen Getreidestopfeln bedeckt waren. Aber selbst in einer größeren Ansammlung von Strohhalmen, die sich in diesem Bereich befand, konnten keine Überwinternden Käfer nachgewiesen werden. Auch die Suche bei den Obstbäumen blieb erfolglos. Nur unter der Rinde eines Baumes konnte eine *P. nemorum* entdeckt werden. Diese Art zieht sich aber schon im September in die Winterquartiere zurück und ist im Spätherbst nicht mehr auf den Rapsfeldern zu finden. Die anderen Arten dagegen wurden noch bis November auf den Futterpflanzen angetroffen. Bei Kälteeinbrüchen verkriechen sie sich am Boden, während sie in Wärmeperioden wieder aktiv werden und zu fressen beginnen. Wenn sie sich dann endgültig ins Winterquartier zurückziehen, ist es für Flüge in die weitere Umgebung schon zu kalt, da die Flugaktivität Temperaturen von mindestens 18° erfordert (LÖTTGE 1955). Demzufolge bleiben die Käfer größtenteils auf dem Feld und suchen dort geeignete Versteckplätze auf.

Etwas abweichende Resultate ergaben sich bei der Untersuchung eines Kohlfeldes, das sich in derselben Gegend befand und eine Populationsdichte von ungefähr 10-20 Erdflöhen pro Kohlkopf aufwies. Folgende Artenzusammensetzung lag vor: 40% *P. undulata*, 60% *P. atra*, *cruciferae* und *diademata*. Die Bodenoberfläche dieses Ackers bot nur sehr wenige Verstecke, die sich als Winterquartiere für die Käfer eigneten. Dementsprechend konnten auch im Januar bei 8 Probenahmen von jeweils 30 x 30 cm Fläche nur insgesamt 6 Erdflöhe an der Oberfläche gefunden werden. In 2 Bodenproben war kein einziger Käfer vorhanden, d.h. es hatte also eine Abwanderung stattgefunden. Da die Umgebung vor allem aus Wiesen und wenigen Feldern bestand und keine Gebüsche oder Bäume in der Nähe waren, konnten sich die Käfer über eine große Fläche verteilt

haben. Deshalb wurde auf den Versuch verzichtet, die Überwinternden Erdflöhe wiederzufinden.

Es bleiben nun noch die Abweichungen bzw. Übereinstimmungen mit den Beobachtungen anderer Autoren zu diskutieren. Meine Resultate bestätigen diejenigen Literaturangaben, denen zufolge die Käfer vor allem in Verstecken außerhalb des Bodens überwintern. Im Gegensatz zu NEWTON (1928b) fand ich die Käfer aber auch in der Erde und zwar bis zu 15 cm unter der Oberfläche, also etwas tiefer als LÖTTGE (1955) und KAUFMANN (1925) feststellten. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen auf dem Kohlacker entsprechen den Angaben anderer Autoren, denen zufolge die Erdflöhe die Felder im Herbst verlassen und benachbarte Winterquartiere aufsuchen (KAUFMANN 1925, BLUNCK 1932, NEWTON 1928b, LÖTTGE 1955). Im Rapsacker erhielt ich dagegen abweichende Resultate. Dies kann nicht primär durch eine unterschiedliche Artenzusammensetzung bedingt sein, da *P. undulata*, also diejenige Art, die auf dem Rapsfeld dominierte, auch zu 40% auf dem Kohlacker vertreten war. Eine wichtige Rolle spielen vielmehr die Verhältnisse im Biotop. Wenn zu wenig Versteckplätze vorhanden sind und die Nahrung im Herbst inadäquat wird, wandern die Käfer offenbar zeitig ab. Früh geschlüpfte Imagines, die das Winterquartier eher aufsuchen (WYLIE 1979), ziehen sich dann wohl sofort in geeignete Versteckplätze zurück. Bei spät geschlüpfen Käfern beginnt die Überwinterung später, vielleicht weil sie noch Zeit benötigen, um genügend Fettreserven aufzubauen. Sie wandern deshalb zu neuen Futterquellen (Raps) über. Auf diesen Feldern bleiben sie bis zum Spätherbst und überwintern dann an Ort und Stelle, da genügend Versteckplätze vorhanden sind und die niedrigen Temperaturen Flüge in die Umgebung nicht mehr erlauben. Deshalb erhält man je nach dem untersuchten Biotop unterschiedliche Ergebnisse bezüglich des Überwinterungsverhaltens der *Phyllotreta*-Arten.

1.1.4.2. Laborexperimente zur Wahl des Winterquartiers

Für *P.nemorum*, also die einzige Art, die schon im Spätsommer ihre Aktivität einstellt, lagen aus dem Freiland nur wenige Beobachtungen über Winterquartiere vor. Deshalb wurden den Käfern in Laborexperimenten Erde, Strohhalme und gefaltete Papierhandtücher als Versteckplätze für die Überwinterung angeboten. Nachdem die Käfer bis Mitte Oktober unter natürlichen Temperaturbedingungen gehalten worden waren, wurden die Kontrollen durchgeführt. Nur 3,1% der Käfer befanden sich in der Erde. Damit verhält sich *P.nemorum* genauso wie die anderen untersuchten Arten, die gleichfalls vorwiegend in oberirdischen Versteckplätzen überwintern.

Um für Laborexperimente genügend Käfer zur Verfügung zu haben, noch ehe die Aktivität im Freiland begann, mußte eine größere Anzahl Erdflöhe in Gefangenschaft überwintert werden. Als Behälter wurden Plastikdosen von 15 cm Höhe und 10 cm Durchmesser verwendet, deren Boden 4 cm hoch mit nassem Sand bedeckt war. Auf dieser Schicht, die zur Feuchtigkeitsregulation diente, lag ein mit Gaze bespannter Rahmen, der ungefähr dem Durchmesser des Topfes entsprach. Auf diesem Netz befanden sich die Verstecke für die überwinternden Käfer, nämlich Trinkhalme aus Stroh und Plastik sowie gefaltete Papierhandtücher. Die Dosen wurden durch einen Deckel mit Lüftungsloch verschlossen (Abb. 85). Durch den Netzboden konnte einerseits die Feuchtigkeit gut zirkulieren, während andererseits die Versteckplätze nicht direkt auf dem Sand lagen, so daß stauende Nässe und Fäulnisbildung weitgehend verhindert wurden. Diese Methode der Überwinterung erwies sich als geeignet, da im Mittel 72% der Käfer überlebten (Mittelwert von 13 Fundorten : 71,6%). Bezüglich der Mortalitätsraten ergaben sich in den Proben derselben Fundorte keine Unterschiede zwischen den einzelnen Arten. So überlebten sowohl *P.atra/diademata* als auch *undulata* und *P.vittata* in zwei daraufhin untersuchten Proben zu 82 - 84% (N=1990 - 20879).



Abb. 85 : Überwinterungskäfig für
Phyllotreta-Arten.

Wie der folgende Versuch zeigt, läßt sich die Mortalitätsrate der Käfer während der Winterruhe dadurch etwas beeinflussen, daß man die Erdflöhe nicht den natürlichen Temperaturschwankungen aussetzt. Bei diesem Test wurden 15000 Käfer von *P. undulata*, die aus derselben Population stammten, zur Hälfte unter Außentemperaturen in einer Holzbaracke untergebracht, während der andere Teil in einem Erdbunker überwinterte. Dort lag die Luftfeuchtigkeit meist bei 80-90%, und die Temperatur schwankte nur zwischen 1-4°C. Draußen wurden dagegen Extremwerte von +11° und -12° erreicht. Während

die Population im Holzhaus zu 63% überlebte, war die Quote im Bunker mit 68% etwas höher ($P < 0,1\%$).

Bei denjenigen Käfern, denen als Versteckplätze für die Überwinterung gleichzeitig Stroh- und Plastikhalme sowie Papier zur Verfügung standen, zeigten Kontrollen im Februar, daß die drei angebotenen Substrate in ganz unterschiedlichem Maße angenommen worden waren (Tabelle 12).

Tabelle 12 : Verteilung der Käfer in verschiedenen Überwinterungssubstraten

Material	Anteil Käfer (%)
Plastikhalme	17
Strohhalme	56
Papier	27
Anzahl Käfer	32765

Die Präferenz für Strohhalme gegenüber dem Papier könnte darin begründet sein, daß die Käfer Versteckplätze dicht am Boden bevorzugen. Dementsprechend würden sie dann lieber die Halme auf dem Gitter aufsuchen als das Papier, das hochkant in der Dose stand. Um diese Annahme zu prüfen, wurde ein gefaltetes Papierhandtuch auf den Boden eines Gefäßes gelegt und Strohhalme darauf und darum herum angeordnet. Aber auch unter diesen Bedingungen wurden die Halme signifikant bevorzugt ($P < 0,1\%$) (Tabelle 13).

Tabelle 13 : Wahlversuche mit Papier und Strohhalmen

Material	Anteil Käfer (%)
Papier	20
Strohhalme	80
Anzahl Käfer	767

Die überwinternden Käfer hatten die Strohhalme aber nicht nur dem Papier, sondern auch den Plastikhalmen vorgezogen, die mit ihnen vermischt angeboten worden waren. Für diese Präferenz könnten verschiedene Faktoren von Bedeutung sein und zwar a) Durchmesser b) Oberflächenstruktur c) Farbe und d) Lichtdurchlässigkeit. Um den Einfluß dieser vier Eigenschaften zu prüfen, wurden Experimente mit jeweils 1600 - 6000 Käfern der Art *P. undulata* durchgeführt. Die Versuche fanden in einem Kellerraum statt, dessen Temperatur bei ungefähr 12° lag. Höhere Werte erwiesen sich als ungünstig, da die Käfer dann aktiv bleiben und sich nicht verkriechen. Bei wesentlich tieferen Temperaturen werden die Erdflöhe sehr träge und bleiben im ersten erreichten Versteckplatz sitzen. Der gleiche Effekt tritt auf, wenn man die Käfer zu oft hintereinander bei Wahltests verwendet. Auf jeden Fall sollte man ihnen zwischendurch Gelegenheit geben, Feuchtigkeit aufzunehmen. Der Kellerraum konnte wahlweise völlig abgedunkelt oder beleuchtet werden. Die Neonröhren befanden sich direkt über der Versuchsfläche, um zu verhindern, daß die Lichtrichtung einen Einfluß auf die Käfer ausübt. Bei den Experimenten wurden unterschiedliche Halmarten benutzt und zwar handelte es sich einerseits um Plastikhalme in verschiedenen Farben und zum anderen um gefärbte Strohhalme, wie sie in Bastelgeschäften zu kaufen sind. Alle bei den Experimenten verwendeten Sorten sind auf Abb. 86 dargestellt. Für die Versuche benutzte ich durchsichtige Plastikdosen, auf deren Boden die Halme zufällig verteilt wurden (Abb. 87). Die Position hat eine gewisse Bedeutung für die Präferenz durch die Käfer und zwar werden bei Halmen mit sonst gleichen Eigenschaften die seitlich liegenden etwas häufiger aufgesucht als diejenigen in der Mitte. Da bei einem Test zwischen zwei verschiedenen Halmarten jedoch immer gleichzeitig zahlreiche Exemplare einer Sorte vorhanden waren und die Versuche mehrfach wiederholt wurden, war zu erwarten, daß sich der 'Randeffekt' nicht zugunsten der einen oder anderen Sorte auswirken würde. Um diese Annahme zu prüfen,

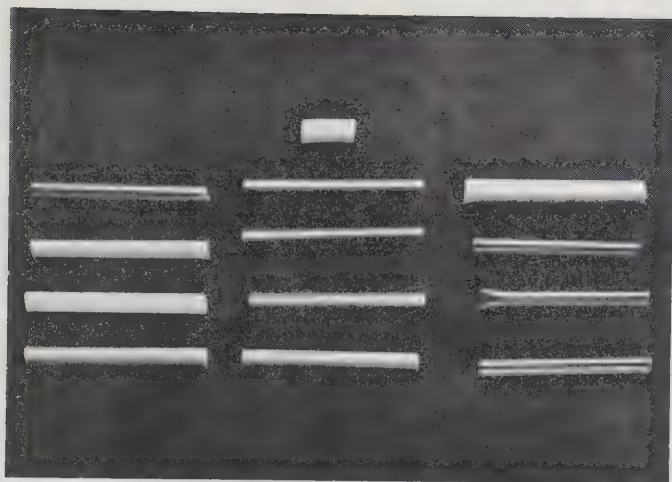


Abb. 86 : Halmsorten, die bei den Halmwahlversuchen verwendet wurden.



Abb. 87 : Versuchsanordnung a für die Halmwahlversuche.

wurden die Halme in einem Versuch sternförmig alternierend angeordnet und mit einer durchsichtigen Scheibe beschwert (Abb. 88). Die Ergebnisse entsprachen denjenigen, die bei einer regellosen Verteilung erhalten worden waren (s. Tabelle 14, Nr. 6+7). Die Versuche konnten deshalb also mit zufällig angeordneten Halmen durchgeführt werden. Dies vereinfachte die Handhabung und erlaubte außerdem, gleichzeitig mehr Halme und damit mehr Käfer zu untersuchen.



Abb. 88 : Versuchsanordnung b für
die Halmwahlversuche.

Um den Einfluß des ersten Faktors, also des Durchmessers zu prüfen, wurden den Käfern in mehreren Versuchen Strohhalme gleicher Farbe und Länge, aber verschiedenen Durchmessers angeboten. Wie die Tabelle 14 Nr. 1 zeigt, bevorzugten die Erdflöhe diejenigen mit dem engeren Durchmesser. In diesem Fall spielte die Thigmotaxis bei der Auswahl der Halme eine wichtige Rolle. Deshalb war anzunehmen, daß die Oberflächenbeschaffenheit auch für die Bevorzugung von Stroh gegenüber Plastik von großer Bedeutung ist. Um dies zu testen, wurden Stroh- und Plastikhalme gleicher Farbe, Länge und gleichen Durchmessers (0,3 cm) im Licht und in Dunkelheit angeboten. In beiden Fällen waren die Strohhalme deutlich bevorzugt ($P < 0,1\%$; Tabelle 14, Nr. 5). Die Käfer geben also kleinen Durchmessern und rauhen Oberflächen den Vorrang.

Nachdem sich enge Durchmesser als besonders attraktiv erwiesen hatten, war zu vermuten, daß Ecken einen ähnlichen Effekt hervorrufen. Um dies zu prüfen, wurden beidseitig offene Plastikhalme zusammen mit einseitig verschlossenen angeboten. Da die verwendete Halmsorte sich durch bloßes Zudrücken, ohne Zuhilfenahme von Klebstoff oder Paraffin verschließen ließ, kann kein Abstoßungseffekt durch fremde Substanzen eingetreten sein. Trotzdem wurden aber die einseitig geschlossenen Halme gegenüber den offenen nicht deutlich vorgezogen (Tabelle 14, Nr. 9). Die Ursache mag darin liegen, daß viele Käfer gar nicht bis zum Ende der zugeführten Halme wanderten, sondern schon vorher sitzen blieben. Der Durchmesser war anscheinend von Anfang an eng genug, um für die Käfer attraktiv und geeignet zu sein.

Nun blieb noch der Einfluß von Farbe und Lichtdurchlässigkeit zu prüfen. Im ersten Versuch wurden Plastikhalme angeboten, die gleichen Durchmesser und gleiche Länge hatten, aber verschieden gefärbt waren. Die photometrisch ermittelten Lichtdurchlässigkeiten, der blauen, gelben, weißen und roten Sorten verhielten sich wie 1 : 1,19 : 1,38 : 1,98. Bei diesen Versuchen wählten die Käfer nicht die dunkelsten, also die blauen Halme aus, sondern sie bevorzugten die gelben

Röhrchen (Tabelle 14, Nr. 6; $P = 0,1\%$). Die gleiche Präferenz für gelb zeigt sich auch im folgenden Versuch, bei dem Strohhalme von verschiedener Farbe angeboten wurden, die aber in Bezug auf Durchmesser, Länge und Oberflächenbeschaffenheit identisch waren. Auch in diesem Fall bevorzugten die Käfer eindeutig die gelben Röhrchen gegenüber den rot, blau und grün gefärbten ($P < 0,1\%$). Die Gleichwertigkeit der Halme bezüglich anderer Eigenschaften als der Farbe zeigt der Kontrolltest im Dunkeln. Unter diesen Bedingungen wurde gelb nicht mehr eindeutig bevorzugt (Tabelle 14, Nr. 2).

Die geringe Bedeutung der Lichtdurchlässigkeit gegenüber anderen Faktoren wie Farbe und Durchmesser wird auch im folgenden Versuch deutlich. Bei diesem Test hatten die Käfer die Wahl zwischen gelben, blauen und durchsichtigen Plastikhalmen. Die Tatsache, daß die Erdflöhe im Licht die durchsichtigen und gelben Halme gleich gerne annehmen, scheint zunächst im Widerspruch zu den Ergebnissen der vorangehenden Versuche zu stehen, nach denen gelb lieber aufgesucht wird. Vergleicht man aber das Verhalten bei Dunkelheit, so stellt man fest, daß in diesem Fall die durchsichtigen Halme stark bevorzugt werden (Tabelle 14, Nr. 8). Die Erklärung der Ergebnisse ist darin zu finden, daß der Durchmesser der farblosen Röhrchen etwas kleiner war, da es mir nicht gelang, gefärbte und ungefärbte Sorten von demselben Fabrikat zu erhalten. Dieser Unterschied reicht aus, um die durchsichtigen Halme in der Dunkelheit attraktiver zu machen. Bei Helligkeit treten dann die beiden Faktoren des Durchmessers und der Farbe in Konkurrenz, so daß eine ungefähr gleiche Verteilung der Käfer resultiert. Die größere Helligkeit in den durchsichtigen Halmen spielt dagegen offensichtlich nur eine untergeordnete Rolle.

Die Konkurrenz zwischen bevorzugter Farbe und engem Durchmesser wird auch am folgenden Beispiel deutlich. In diesem Versuch hatten die Käfer die Auswahl zwischen gelben und blauen Strohhalmen, wobei die letzteren einen kleineren Durchmesser besaßen. Während im Dunkeln die blauen Röhrchen wegen ihres engeren Durchmessers deutlich bevorzugt wurden,

traten im Licht die beiden Eigenschaften der Farbe und des Durchmessers in Konkurrenz und es resultierte eine leichte Präferenz der gelben Halme (Tabelle 14, Nr. 3).

Ein weiterer Faktor, der sich als bedeutsam erwies, war die Länge der Röhrchen. Wie die Tabelle 14 Abbildung Nr. 4 zeigt, wurden 1 cm lange Halme weniger gerne angenommen als solche von 3,5 cm Länge ($P < 0,1\%$).

Die Käfer stellen also bestimmte Ansprüche an ihren Versteckplatz: Sie bevorzugen längere Halmabschnitte, die eine raue Oberfläche und einen engen Durchmesser besitzen. Während die Lichtdurchlässigkeit keine Rolle spielt, ist die Farbe von großer Bedeutung und zwar werden bevorzugt gelbe Halme ausgewählt. Eine Zusammenfassung der Ergebnisse findet sich in Tabelle 14.

Die Winterquartierwahl ist aber nicht die einzige Aktivität, bei der die Käfer eine Präferenz für gelb zeigen. So beobachtete GÖRNITZ (1956), daß im Freiland gelbe gegenüber andersfarbigen Fallen bevorzugt werden, allerdings nur dann, wenn alle Fallen mit Attraktivstoffen beködert sind. Dies zeigt, daß bei der Futtersuche zwar der Duft die wichtigste Rolle spielt, daß aber auch die Farbe von Bedeutung ist, da sie den Anlockungseffekt verstärken kann. Eine Bevorzugung von gelb tritt also in zwei ganz verschiedenen Funktionskreisen, nämlich der Nahrungssuche und der Winterquartierwahl auf.

Eine Präferenz für gelb ist auch bei anderen Rapsinsekten festgestellt worden und zwar bei *Ceuthorrhynchus pleurostigma* Marsh. (SCHRÖDTER und SCHEIDING 1953) und bei *Meligethes* (NOLTE 1959, STECHMANN und SCHÜTTE 1956). Teilweise wird dieses Phänomen sogar im Rapsanbau für die Prognose von Schädlingsauftreten ausgenutzt (GÖRLITZ 1959, BONNEMAISON 1965).

Tabelle 14a : Halmwahlversuche

Nr.	Material	Farbe	Durchmesser in cm	sonstige Eigenschaften	Prozentualer Anteil und Gesamtzahl untersuchter Käfer	
					im Licht	im Dunkel
Nr. 1	Stroh	natur	< 0,3 > 0,3-0,4 > 0,4-0,5		65,8% III	
					27,5% III, III	
					6,7% III	
					<u>4064</u>	
Nr. 2	Stroh	gelb grün rot blau	0,3 0,3 0,3 0,3		51,2% III	24,4% 0
					20,4% III	23,4% 0
					18,4%	26,6%
					10,0%	25,6%
					<u>4769</u>	<u>4945</u>
Nr. 3	Stroh	gelb blau	0,3 < 0,3		55,9%	32,8% III
					44,1%	67,2% III
					<u>2740</u>	<u>2722</u>

Tabelle 14b : Halmwahlversuche

	Material	Farbe	Durchmesser in cm	sonstige Eigenschaften	Prozentualer Anteil und Gesamtzahl untersuchter Käfer	
					im Licht	im Dunkel
Nr. 4	Stroh	natur	0,3	1 cm Länge	besetzt : 72,7% III leer : 27,3% Halmzahl 176 besetzt : 98,3% III leer : 1,7% Halmzahl 176	
Nr. 5	Plastik und Stroh	gelb natur	0,3 0,3		19,7% III 80,3% III 5556	32,7% III 67,3% III 6056
Nr. 6	Plastik	gelb weiß rot blau	0,3 0,3 0,3 0,3		50,0% I 23,7% I 8,6% 17,7% 1623	

Tabelle 14c : Halmwahlversuche

Nr.	Material	Farbe	Durchmesser in cm	sonstige Eigenschaften	Prozentualer Anteil und Gesamtzahl untersuchter Käfer	
					im Licht	im Dunkel
Nr. 7	Plastik	blau gelb	0,3 0,3	im Kreis al- ternierend an- geordnet	33,1% III	
					66,9% III 1672	
Nr. 8	Plastik	blau gelb durch- sichtig	0,3 0,3 < 0,3		24,0% III	19,2% 0 III
					37,9% III 0	15,4% 0
Nr. 9	Plastik	durch- sichtig bis gelb durch- sichtig bis gelb	0,27 0,27	beidseitig offen einseitig ge- schlossen	38,1% 0	65,4% III
					3553	2214
Nr. 9	Plastik	durch- sichtig bis gelb durch- sichtig bis gelb	0,27 0,27	beidseitig offen einseitig ge- schlossen	52,3% 0	
					47,7% 0 2347	

C = kein signifikanter Unterschied; I, II, III 5%, 1% und 0,1% Signifikanz (nach dem t-Test)

5. PARASITEN UND PARASITOIDE

Die Larven und Imagines der Gattung Phyllotreta werden von verschiedenen Parasitenarten aus den Gruppen der Protozoen, Nematoden, Milben und Hymenopteren befallen. Diese natürlichen Feinde der Erdflöhe sollen im folgenden näher behandelt werden, während Pathogene, die nicht zum Tierreich gehören, in meinen Untersuchungen unberücksichtigt bleiben.

5.1. PROTOZOA

Die Protozoa sind im Parasitenkomplex der Phyllotreta-Arten durch zwei Ordnungen der Sporozoa vertreten, die Microsporidia und die Gregarinida.

5.1.1. MICROSPORIDIA

Die Mikrosporidien, die als Parasiten bei Vertebraten und Invertebraten auftreten, entwickeln sich intrazellulär in den Geweben der Wirte und rufen bei starkem Befall den Tod der betreffenden Tiere hervor. Als Übertragungs- und Dauerstadien dienen Sporen, die durch den Besitz von Polfäden charakterisiert sind. Diese Fäden liegen im Inneren zusammengerollt und werden auf bestimmte Auslöser hin in geeigneten Wirten herausgeschleudert. Sie lassen dann den Keim austreten oder injizieren ihn direkt in die Gewebe. Die Übertragung der Mikrosporidien kann bei Insekten außer durch Kontakt mit Kadavern auch durch Kot, Eier, Räuber oder durch Parasiten geschehen.

Im Verlauf meiner Untersuchungen konnte ich bei insgesamt 3200 seziierten und auf Mikrosporidien kontrollierten Käfern nur in einem Individuum von *P. undulata* eine starke Infektion feststellen. Allerdings wurden in der Regel keine genaueren Untersuchungen einzelner Organe mit Färbungen durchgeführt, so daß Anfänge einer Erkrankung oder ein sehr schwacher Befall nicht erfaßt worden sind. Die Sporen der Mikrosporidie aus *P. undulata* sind von kurzer, stäbchenförmiger Gestalt, sie besitzen nur einen Polfaden, keine äußeren Anhänge und sind nicht in einen Pansporoblasten eingeschlossen. Ihre Größen liegen bei

4,5 μ x 1,5 - 2,5 μ . (Abb. 89). Auf Grund dieser Charakteristika ergibt sich nach der Bestimmungstabelle von WEISER (1961) eine Zugehörigkeit zur Gattung Nosema.

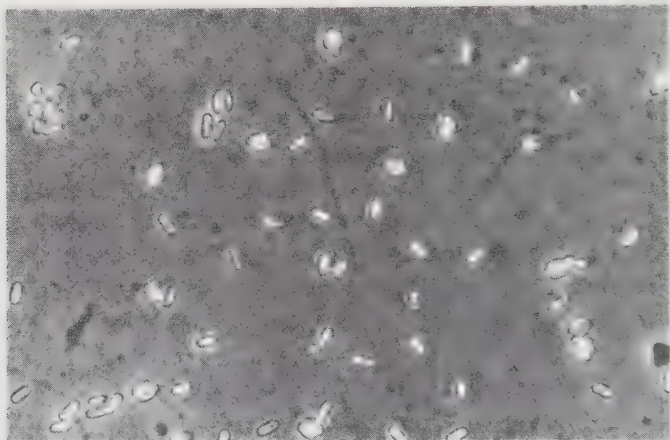


Abb. 89: Sporen von *Nosema* sp. aus *Phyllotreta undulata*. 920x

In der Literatur liegen bereits Nachweise über Mikrosporidien aus Erdflöhen vor und zwar handelt es sich in einem Fall um *Nosema phyllotretae* Weiser, die von WEISER (1961) im Fettkörper von *P.undulata* und *P.atra* gefunden wurde. Die Sporen dieser Art sind von eiförmiger Gestalt, und ihre Größen liegen bei 4,2 μ - 6 x 2 - 3 μ . Die Parasitierungsraten waren meistens sehr niedrig, denn Serienuntersuchungen ergaben nur einen Mittelwert von 0,3 %. Ein weiterer Nachweis stammt von MARTINI (1955), der in England bei *P.nemorum* Mikrosporidien feststellen konnte. Erdflöhe der Arten *P.aerea*, *atra*, *conso-brina*, *cruciferae*, *diademata*, *nigripes*, *undulata* und *vittata*, die gleichzeitig an demselben Fundort auftraten, waren dagegen frei von Krankheitserregern. Die Sporen dieser Mikrosporidie sind ei- bis stäbchenförmig und messen 3 - 4 μ x

2,5 μ . Die Infektion erstreckt sich auf alle Organe des Käfers, und sogar Schlupfwespenlarven, die in den Erdflöhen parasitierten, waren befallen. Die systematische Stellung der von MARTINI (1955) beobachteten Parasitenart ist nicht völlig geklärt. WEISER (1961) räumt aber ein, daß eine Identität mit *Nosema phyllotretae* möglich ist, obwohl die Maße nicht genau übereinstimmen. Die Sporen der von mir gefundenen Parasiten weichen in der Größe etwas von den beiden oben erwähnten Mikrosporidien ab, so daß die Zugehörigkeit zur Art *Nosema phyllotretae* nicht eindeutig feststeht.

Obwohl die Lebensdauer und die reproduktive Phase der Käfer durch den Befall mit Mikrosporidien verkürzt werden (MARTINI 1955), haben diese Parasiten wegen ihrer Seltenheit im allgemeinen keine Bedeutung für die Populationsentwicklung der Erdflöhe.

5.1.2. GREGARINIDA

Im Parasitenkomplex der Phyllotreta-Arten sind die Sporozoa nicht nur durch die Mikrosporidien sondern auch durch Schmarotzer aus der Ordnung der Gregarinida bzw. der Unterordnung der Eugregarinida vertreten. Diese Gruppe umfaßt intra- und extrazelluläre Darm- und Leibeshöhlenparasiten von wirbellosen Tieren, vor allem Arthropoden und Anneliden. Innerhalb der Insekten stellen die Käfer einen Schwerpunkt der Verbreitung dar (STAMMER 1962).

Die Gregarine, die im Darm der adulten Erdflöhe parasitiert, wurde von Dr. Rühl (Erlangen) als Gregarina munieri Labbé bestimmt. Diese Art kommt in zahlreichen Chrysomeliden aus Afrika, Kleinasien und Europa vor und konnte auch in Clytriden, Cassididen und Curculioniden nachgewiesen werden (GEUS 1969). Ein solches großes Wirtsspektrum stellt eine Ausnahme unter den Gregarinen dar, denn in der Regel werden nur nahe verwandte Wirtsarten befallen. Seltener kommt es vor, daß die Parasiten innerhalb einer Familie weiter verbreitet sind (GEUS 1969).

Die Gamonten dieser Art gliedern sich in Proto- und Deutomeriten und besitzen, wenigstens zeitweise, einen kugeligen Epimeriten. Die Gestalt der Gregarinen ist elliptisch oval, wobei die größte Breite in der Mitte des Deutomeriten liegt (Abb. 90). Die Gamonten aus den Phyllotreta-Arten erreichen, auch in Assoziationen, häufig nur Längen unter 300 μ . GEUS (1969) stellte dagegen für Gregarina munieri Größen zwischen 470 - 790 μ fest. Leider fand ich keine Sporen oder reifen Zysten, die weitere Merkmale für die Bestimmung hätten liefern können. Nach den Beobachtungen von GEUS (1969) besitzt die Zyste von Gregarina munieri eine eiförmige Gestalt, während die Sporen tönnchenartig aussehen.

Laut Literaturangaben soll in Erdflöhen der Gattung Phyllotreta als weitere Gregarinenart noch Steinina ellipsoidalis Zwetkow vorkommen. Dieser Parasit wurde in Larven von P. undulata in Rußland gefunden (ZWETKOW 1929). Die Gamonten der



Abb. 90 : Gamonten von *Gregarina munieri* aus
Phyllotreta sp. 300x

Art sind $110 - 120 \mu$ lang, $35 - 40 \mu$ breit und besitzen einen beständigen Epimeriten, der in Form eines länglichen beweglichen Kegels ausgebildet ist.

Ich habe Gregarinen während des ganzen Jahres in den adulten Erdflöhen gefunden, wobei das Maximum des Auftretens in den Monaten April bis September lag. In diesem Zeitraum sind sowohl junge als auch alte Gamonten sowie zahlreiche Syzygien vorhanden. Während der Herbst- und Wintermonate ist der Befall wesentlich geringer; es treten dann keine Syzygien und nur wenige große Gamonten auf. Meistens sind nur kleine, z.T. fast runde Stadien vorhanden, deren Größen in der Regel bei $43 - 60 \mu \times 34 - 56 \mu$ liegen. Häufig treten auch völlig kugelige Formen auf, die dünnwandig sind und keine Unterteilung in Proto- und Deutomerit erkennen lassen. Der Durchmesser die-

ser Strukturen liegt meist bei 22 - 26 μ , aber er kann zwischen 17 - 43 μ schwanken. Das gehäufte Vorkommen solcher Stadien ist nicht ausschließlich auf den Winter beschränkt, sondern z.T. treten sie auch noch am Anfang des Sommers auf.

Im Verlauf meiner Untersuchungen zeigte sich bei Sektionen von insgesamt 8300 Käfern, daß die Gregarinen sehr häufige Parasiten sind, die eine weite Verbreitung besitzen und z.T. hohe Befallsraten erreichen. In Tabelle 15 sind die Parasitierungsraten zusammengefaßt, die während des Sommerhalbjahres an den 55 größeren Fundorten festgestellt wurden, von denen jeweils mehr als 50 Käfer seziert worden waren.

Tabelle 15 : Parasitierung von Phyllotreta spp.durch Gregarinen

Parasitierungsrate in %	Anzahl Fundorte
0	2
0,1-20,0	23
20,1-40,0	16
40,1-60,0	13
60,1-80,0	1
80	0

Die meisten Parasitierungsraten liegen also zwischen 0,1 - 20 %, aber oft werden auch Werte bis zu 60 % erreicht. Dies scheint zunächst im Widerspruch zu stehen mit der allgemeinen Regel, daß Insekten, die ihre Exkremente auf Blättern absetzen, relativ frei von Gregarinen sind, da die Reifung der abgegebenen Zysten durch eine starke Austrocknung und Belichtung gehemmt wird (SCHNEIDER 1875, GEUS 1969). Ausnahmen, wie sie z.B. die Erdflöhe darstellen, sollen nach GEUS (1969) möglicherweise dadurch zu erklären sein, daß die Reifung der Zysten schon im Darm oder sofort nach Verlassen der Wirte so schnell vor sich geht, daß negative Einflüsse nicht mehr wirksam werden können.

Die Gregarinen wurden in den Imagines aller daraufhin unter-

suchten Phyllotreta-Arten gefunden, also in *P.aerea*, *armoraciae*, *atra*, *diademata*, *nemorum*, *nigripes*, *undulata*, *vittata* und *vittula*. Wie die folgende Aufstellung zeigt, sind aber einige Vertreter der Gattung stärker und andere schwächer parasitiert. Da nicht alle Arten gemeinsam an sämtlichen Fundorten vorkamen, werden sie in Tabelle 16 nur jeweils paarweise verglichen.

Tabelle 16 : Parasitierungsraten verschiedener Phyllotreta-Arten durch Gregarinen (aufsummiert aus allen Fundorten)

Arten	Parasitierungs- raten in %	Anzahl unter- suchter Käfer	Signifi- kanz
<i>undulata/atra</i>	36,2/22,1	3091	0,1%
<i>undulata/diademata</i>	36,5/22,7	1831	0,1%
<i>undulata/vittata</i>	31,4/23,3	2465	0,1%
<i>undulata/cruciferae</i>	42,2/6,9	1253	0,1%

Die durchschnittlichen Parasitierungsraten von *P.undulata* schwanken etwas, da je nach der Vergleichsart ein teilweise anderes Fundortsspektrum berücksichtigt wurde. *P.undulata* zeigt also von allen Erdflöhen die höchsten Parasitierungsraten. Dies schließt aber nicht aus, daß an manchen Stellen auch eine der anderen Arten stärker infiziert war. So lag z.B. der Befall von *P.atra* an 14 der 50 untersuchten Lokalitäten höher als bei *P.undulata*. Ein Vergleich zwischen *P.diademata*, *vittata* und *atra* an den entsprechenden Fundorten ergibt keinen signifikanten Unterschied. *P.cruciferae* dagegen weist von allen Arten deutlich die schwächste Parasitierung auf. Weiterhin findet man noch abweichende Befallsraten zwischen

Käfern der gleichen Art, die zur alten und neuen Generation d.h. den Überwinterern bzw. der Sommergeneration gehören. So waren z.B. bei 334 sezierten Imagines von *P.undulata*, die von 3 Fundorten mit Parasitierungsraten zwischen 50-60% stammten, 70,3% der Altkäfer und nur 50,9% der Jungtiere parasitiert ($P < 0,1\%$). Dies ist darauf zurückzuführen, daß die Überwinterer einer Infektionsgefahr länger ausgesetzt sind und mit zunehmendem Alter wohl auch weniger widerstandsfähig werden. Über die Parasitierung der Larven von Erdflöhen liegen mir nur im Fall des Blattminierers *P.nemorum* umfangreichere Daten vor. Bei dieser Art wurden insgesamt 3738 Larven von 51 Fundorten seziert. An 11 dieser Lokalitäten traten zwar Gregarinen auf, aber die Parasitierungsraten waren überall sehr niedrig und erreichten nie mehr als 12 %.

Tabelle 17 : Parasitierung von *P. nemorum*-Larven durch Gregarinen

Parasitierungsrate in %	Anzahl Fundorte
0	40
0,1-5	9
5,1-10	1
10,1-15	1

Beim Vergleich zwischen den Parasitierungsraten der Larven und Imagines von *P.nemorum* an derselben Lokalität stellt man fest, daß die Adulten einen wesentlich stärkeren Befall aufweisen. Beispielsweise ergaben Untersuchungen an 2 Fundorten Werte von 6,6 bzw. 0,6% für die Larven und 53,5 bzw. 34,9% für die Imagines ($N = 104$ bzw. 200; $P < 0,1\%$). Die Larven sind also nur selten infiziert und in der Regel ist auch die Zahl der Gregarinen im Verdauungstrakt der befallenen Tiere sehr gering. So wurden in 2/3 der Fälle weniger als 10 Individuen pro Wirt gefunden, und nur in einem Fall war der Darm dicht mit Parasiten angefüllt. Die schwache Infektion

erläßt sich aus der wandernden Lebensweise dieser Erdfly-
art. Die Larven fressen meistens schmale Gänge durch das
Blattgewebe und bilden nur selten Platzminen, so daß sie fast
nie mit eigenem oder fremdem Kot in Berührung kommen. Dies
kann aber trotzdem gelegentlich geschehen, z.B. wenn sie beim
Fraß auf andere Minen treffen oder wenn sie ein altes Blatt
verlassen, um sich in ein neues einzubohren. Auf Grund dieser
Lebensweise sind die Larven somit sehr gut gegen Infektionen
geschützt. Die Gefährdung der Imagines ist dagegen größer, da
sie ständig mit Kot in Berührung kommen können, der von an-
deren Käfern auf den Blättern abgesetzt wurde.

Sowohl die Gregarinen, zumindest unter den adulten Erdfly-
en, sehr weit verbreitet sind und hohe Parasitierungsraten
erreichen, beeinflussen sie die Populationsentwicklung der
Käfer nicht. Die Pathogenität der Darmgregarinen ist nämlich
gewöhnlich gering, da die Wunden in der Wand des Verdauungs-
traktes meist nicht schwerwiegend sind und noch regeneriert
werden können (KRELLER 1977). Nur bei extremem Befall treten
teilweise irreversible Verletzungen auf, oder der Darm wird
durch die Gregarinen und durch hypertrophierende Gewebe ver-
stopft (GEUS 1969, FUCHS 1918). Abgesehen von diesen Ausnah-
men fügen die Gregarinen ihren Wirten aber in den meisten
Fällen keinen nennenswerten Schaden zu.

5.2. NEMATODA

Die Larven und Imagines der Phyllotreta-Arten werden von verschiedenen Nematoden befallen, die aus den Überfamilien der Tylenchoidea und Mermithoidea stammen.

5.2.1. TYLENCHIDA (ALLANTONEMATIDAE)

Howardula phyllotretae Oldham

Die Ordnung der Tylenchida ist nur durch eine Art vertreten und zwar handelt es sich um Howardula phyllotretae Oldham aus der Familie der Allantonematidae. Die Nematoden dieser Familie sind alle obligate Insektenparasiten und haben in den meisten Fällen einen ähnlichen Entwicklungszyklus, der folgendermaßen verläuft: Die befruchteten ♀♀ dringen in die Leibeshöhle der Wirte ein, wachsen dort noch weiter heran und beginnen Eier oder Larven ins Hämocöl abzugeben. Die jungen Nematoden ernähren sich eine Zeitlang im Wirt, verlassen ihn anschließend über den Darm oder die Geschlechtswege und entwickeln sich im Freien ohne weitere Nahrungsaufnahme zu geschlechtsreifen Tieren (♀ und ♂). Die befruchteten ♀♀ befallen dann wiederum einen neuen Wirt (POINAR 1975, WELCH 1963). Auch bei der Gattung Howardula, deren Arten in Thysanopteren, Dipteren, Coleopteren und Acarina parasitieren, tritt dieser Entwicklungszyklus auf (WACHEK 1955).

Im Fall von Howardula phyllotretae befinden sich die reifen parasitischen ♀♀ in der Leibeshöhle der adulten Erdflöhe, wo sie sich frei in der Hämolymphe des Abdomen- und Thoraxbereiches bewegen. Im Gegensatz zu einigen anderen Vertretern der Gattung werden die ♀♀ dieser Art nie sackförmig, sondern behalten immer ihre langgestreckte Wurmgestalt bei. Die Leibeshöhle ist fast völlig vom Geschlechtsapparat ausgefüllt, während die anderen Organsysteme weitgehend reduziert sind. Vom Darmtrakt ist noch das Ösophagusrohr erhalten geblieben, das nach vorne zu in ein Stilett übergeht. Das unpaare, schlauchförmige Ovar beginnt nahe am Vorderende des ♀, erstreckt sich dann nach hinten und geht unter mehreren Win-

dungen in Ovidukt und Uterus über. Da die Art *H. phyllotretae* vivipar ist, enthält der hintere Teil der Geschlechtswege außer den gefurchten Eiern auch schon zahlreiche Junglarven, die sich lebhaft bewegen. Der Uterus mündet terminal, aber seitlich verschoben, durch eine einfache Vulva aus, die keine vorspringenden Lippen besitzt (Abb. 91).



Abb. 91 Altes parasitisches Howardula ♀.

Gelegentlich findet man in reifen Howardula-♀♀ rundliche Gebilde, die von einer dichten Hülle umgeben sind (Abb.92). Sie

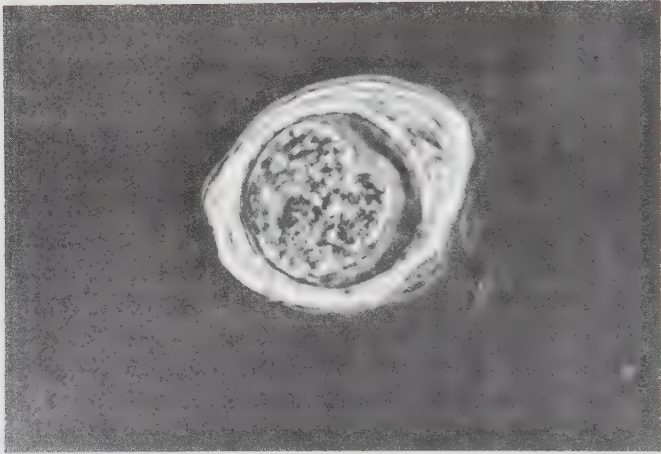


Abb.92: Abgekapselter Parasit(?) oder abortives Ei(?) aus *Howardula phyllotretae*. 920x

traten in 3,1% der daraufhin untersuchten Nematoden auf (N= 228;8 Fundorte). In einem Fall konnte sicher festgestellt werden, daß die Kapsel sich im Ovidukt befand. Möglicherweise handelt es sich bei diesem Gebilde also um ein abortives Ei oder vielleicht auch um einen Parasiten.

Die Larven von *H. phyllotretae*, die sich noch im Uterus der weiblichen Tiere befinden, erreichen meist eine Länge von 160 - 220 μ . Schon in diesem frühen Stadium ist in der hinteren Körperhälfte eine Gruppe von Zellen vorhanden, die das Genitalprimordium darstellen, aus dem später die Geschlechtsorgane hervorgehen (Abb. 93). Nachdem die Larven den Uterus der ♀♀ verlassen haben, erfolgt die weitere Entwicklung zunächst im Wirtsorganismus. Die Nematoden sind vor allem in der Hämolymphe des Abdomens und Thorax zu finden, aber sie sollen nach OLDHAM (1933) z.T. auch bis in den Kopf



Abb. 93 : Larve von *Howardula phyllotretae* aus dem Uterus des Nematoden-♀.

vordringen. Bezüglich der Anzahl von Häutungen, die bei den Arten der Gattung *Howardula* während der Entwicklung auftreten, liegen unterschiedliche Angaben in der Literatur vor. Während WACHEK (1955) feststellt, daß bei dieser Gattung 2 Häutungen im Wirt und 1 außerhalb desselben stattfinden, ermittelten andere Autoren bei den von ihnen untersuchten Arten abweichende Zahlenwerte. In der Mehrheit der Fälle wurde nur 1 Häutung im Wirt beobachtet, aber einige Untersucher halten es für möglich, daß die erste Ecdysis schon im Ei stattfinden könnte (WELOH 1969, REMILLET und VAN WAEREBEKE 1976, RIDING und HAGUE 1974). Nach Verlassen des Wirtes sollen dann 2 (WELOH 1969, REMILLET und VAN WAEREBEKE 1976) oder 3 weitere Häutungen folgen (RIDING und HAGUE 1974). Den meisten Autoren zufolge findet in der Leibeshöhle der befallenen Tiere also nur eine Ecdysis statt. Dies scheint auch für *H. phyllotretae* zuzutreffen, da sich bei Längenmessungen von Larven im Hämocöl der Käfer zwei Maxima ergaben (Abb. 94). Die Größen derjenigen Nematoden, die im Begriff waren, die Käfer zu verlassen, lagen mit 340 - 505 μ im Bereiche des zweiten Gipfels. Die Längen der intrauterinen Larven, die 160 - 200 μ betragen, schloßen sich kontinuierlich an das erste Maximum an.

Sobald die jungen Nematoden sich soweit entwickelt haben, daß sie ihre Wirte verlassen können, suchen sie die Genitalorgane der weiblichen Käfer auf. Sie dringen in die Gonaden ein und sammeln sich in den Ovidukten an, wo gleichzeitig bis zu 20 Larven vorhanden sein können. In männlichen Käfern waren die Nematoden dagegen weder in den Geschlechtsorganen noch im Verdauungstrakt zu finden, so daß die männlichen Wirte wohl eine Sackgasse für die Fortpflanzung der Parasiten darstellen. Bei anderen Vertretern der Gattung liegen z. T. ähnliche Verhältnisse wie bei *H. phyllotretae* vor (RIDING und HAGUE 1974, Elsey 1979). Manche *Howardula*-Arten verlassen den Wirt aber auch wahlweise über die weiblichen Geschlechtsorgane und den Darm oder ausschließlich über den Verdauungstrakt (MAGALIT 1977, REMILLET und VAN WAEREBEKE 1976, ELSEY

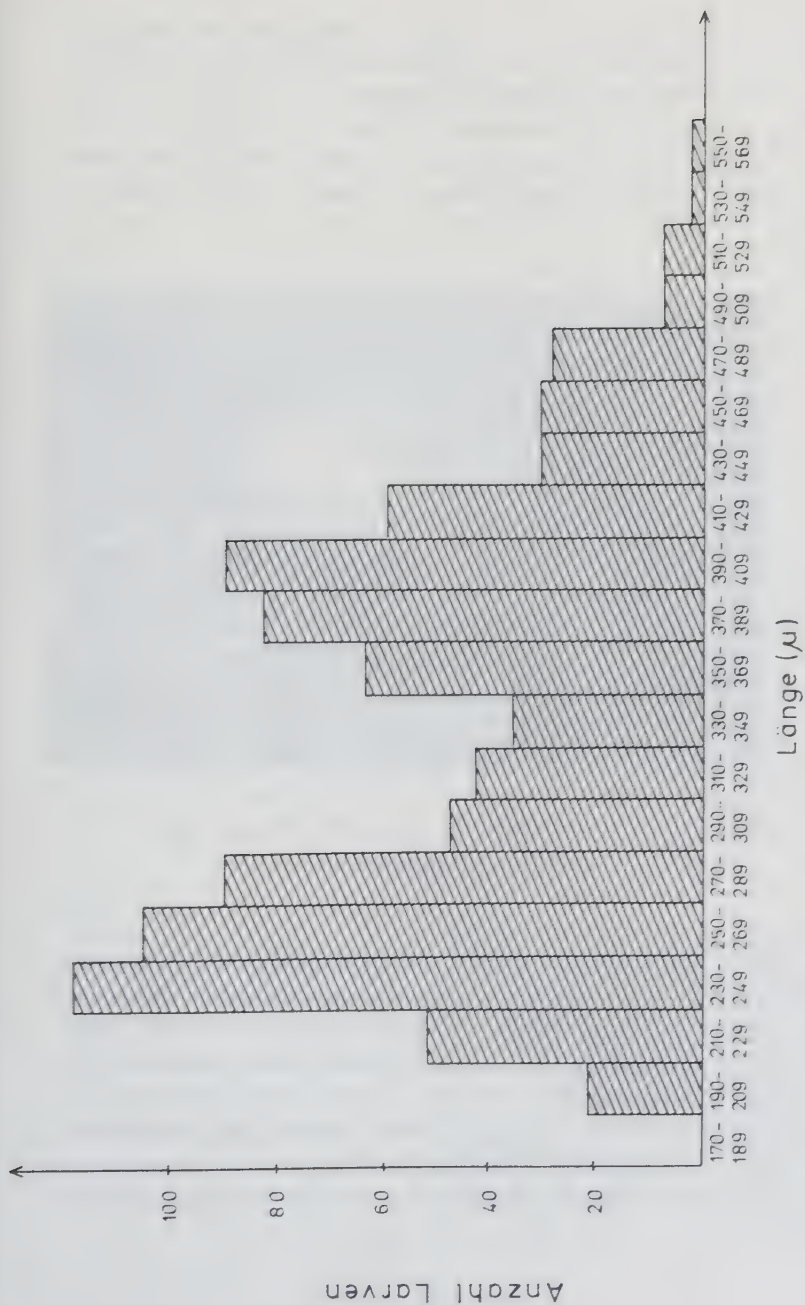


Abb. 94 : Längen der Howardula-Larven, die sich im Hämocöl der Wirte befinden.

1977a, WELCH 1959). Im Fall von *H. phyllotretae* werden die Larven also zusammen mit den Eiern oder eventuell auch im Verlauf einer Scheinablage abgegeben.

Um die freigesetzten Nematoden aufzufangen, wurden die parasitierten Erdflöhe in speziellen Zuchtchalen gehalten (Abb. 95). Die Käfer befanden sich im oberen Teil des Be-

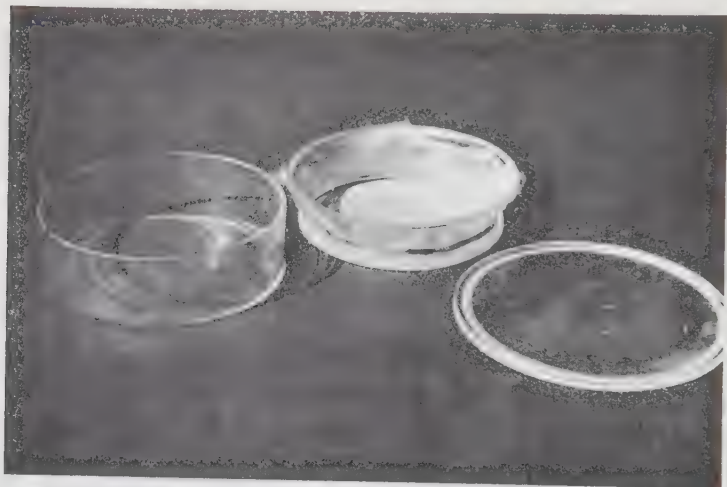


Abb. 95 : Zuchtgefäß zum Sammeln freilebender Nematodenstadien.

hälters und legten ihre Eier und die Parasiten durch das Netz hindurch in die untere Schale ab, die mit Wasser gefüllt war. Die freigesetzten Nematodenlarven wurden dann eingesammelt und im hängenden Tropfen weitergezüchtet. Die Anzahl der Häutungen in der freilebenden Phase konnte nicht festgestellt werden, da sich nur wenige adulte Nematoden entwickelten und in diesen Fällen nicht auszuschließen war, daß schon eine Ecdysis vor Beobachtungsbeginn,

also direkt nach dem Verlassen des Käfers stattgefunden hatte. Bei anderen *Howardula*-Arten wurden 1 - 3 Häutungen in der freilebenden Phase festgestellt (WELCH 1959, WACHEK 1955, REMILLET und VAN WAEREBEKE 1975, RIDING und HAGUE 1974). Nach der letzten Ecdysis sind die ♂ reif und besitzen fertig ausgebildete Hoden und Spiculae, während die Geschlechtsorgane der ♀♀ sich noch auf einer frühen Entwicklungsstufe befinden. Die unpaare weibliche Gonadenanlage, die im hinteren Körperdrittel des Nematoden liegt, ist zu diesem Zeitpunkt in zwei deutlich getrennte Bereiche gegliedert. Der vordere Teil, der aus wenigen großen Zellen besteht, entwickelt sich zum Ovar weiter, während der hintere feingranulierte Abschnitt zum Uterus heranwächst. Das ♀ wird also zu einem Zeitpunkt begattet, an dem seine Geschlechtsorgane noch nicht fertig ausgebildet sind, d.h. es liegt Koriogamie vor. In dieser Wachstumsphase der ♀♀ sind die drei Ösophagusdrüsen (2 ventrale und 1 dorsale) schon vollständig entwickelt und füllen einen großen Teil der Leibeshöhle aus. Ihre Öffnungen münden in den vorderen Bereich des einfachen röhrenförmigen Pharynx ein, der sich nach vorne hin in das Stilett fortsetzt. Ösophagusdrüsen und Mundstachel fehlen bei den ♂. Die Größen der freilebenden Geschlechtstiere von *Howardula phyllotretae* liegen bei den ♀♀ zwischen $435 - 522 \mu \times 17 - 22 \mu$ (Mittelwert $481 \times 17 \mu$; N=10). Für die ♂ ergeben sich Werte von $418 - 522 \mu \times 15 - 17 \mu$ (Mittelwert $444 \times 16 \mu$; N=24) (Abb. 96 und 97).

Die Entwicklungsdauer der Nematoden vom Verlassen der Wirte bis zur letzten Häutung beträgt bei Zimmertemperatur weniger als 1 Woche. Dies entspricht ungefähr der Zeit, die die Käfer für ihre Embryonalentwicklung benötigen, so daß den begatteten ♀♀ sofort Junglarven ihrer Wirte für eine Infektion zur Verfügung stehen. Dieser Befall von frisch geschlüpften Käferlarven konnte auch im Labor nachgewiesen werden. Die Nematoden dringen wahrscheinlich direkt von außen durch weichhäutige Bereiche der Kutikula in die Wirte ein. Für diesen



Abb. 96 : Freilebendes ♀ von
Howardula phyllotretae.

Abb. 97 : Hinterende eines
♂ von Howardula
phyllotretae.

Vorgang spielen wohl der Stachel und die Sekrete der Ösophagusdrüsen eine Rolle. So wurde bei einigen Tylenchiden festgestellt, daß die Drüsen in frisch eingewanderten ♀♀ entleert und geschrumpft waren (WELCH 1959, WACHEK 1955). Bei einer Spaerulariide (Aphelenchoidea) konnte außerdem auch der Gebrauch des Stiletts während des Eindringvorgangs beobachtet werden (POINAR und DONCASTER 1965).

Häufig trifft man zahlreiche Howardula ♀♀ gemeinsam in einem Wirt an. Die höchste Individuenzahl, die ich in einem Erdfluh feststellen konnte, lag bei 31 Nematoden. Meistens findet man aber nur einen Parasiten pro Wirt, während höhere Befallszahlen schnell seltener werden (Abb.98). Natürlich hängt das Ausmaß der Superparasitierung auch von der Parasitierungsrate ab und nimmt parallel mit dieser zu.

Tabelle 18 : Häufigkeit der Superparasitierung in Abhängigkeit von der Parasitierungsrate

Anzahl ♀/Wirt	Parasitierungsrate in %		
	10-20%	21-40%	> 40%
1	49,5%	46,6%	29,0%
2 - 4	40,0%	38,6%	47,5%
5 - 7	5,4%	8,7%	14,2%
8 -10	3,0%	3,5%	6,2%
> 10	2,1%	2,7%	3,1%

Wie auch WELCH (1959) bei Howardula aoronymphium Welch in Drosophila feststellte, entsprechen die Häufigkeiten, mit denen die verschiedenen Nematoden-Zahlen pro Wirt auftreten, nicht einer Poisson-Verteilung und weichen damit von den Werten ab, die bei rein zufälligem Befall zu erwarten wären. Dieser Sachverhalt erklärt sich aus dem Verbreitungsmodus von Howardula phyllotretae. Die Parasitenlarven werden nämlich von infizierten Käferweibchen in größerer Zahl an einer Stelle abgegeben und befallen dann bevorzugt Wirtslarven, die sich

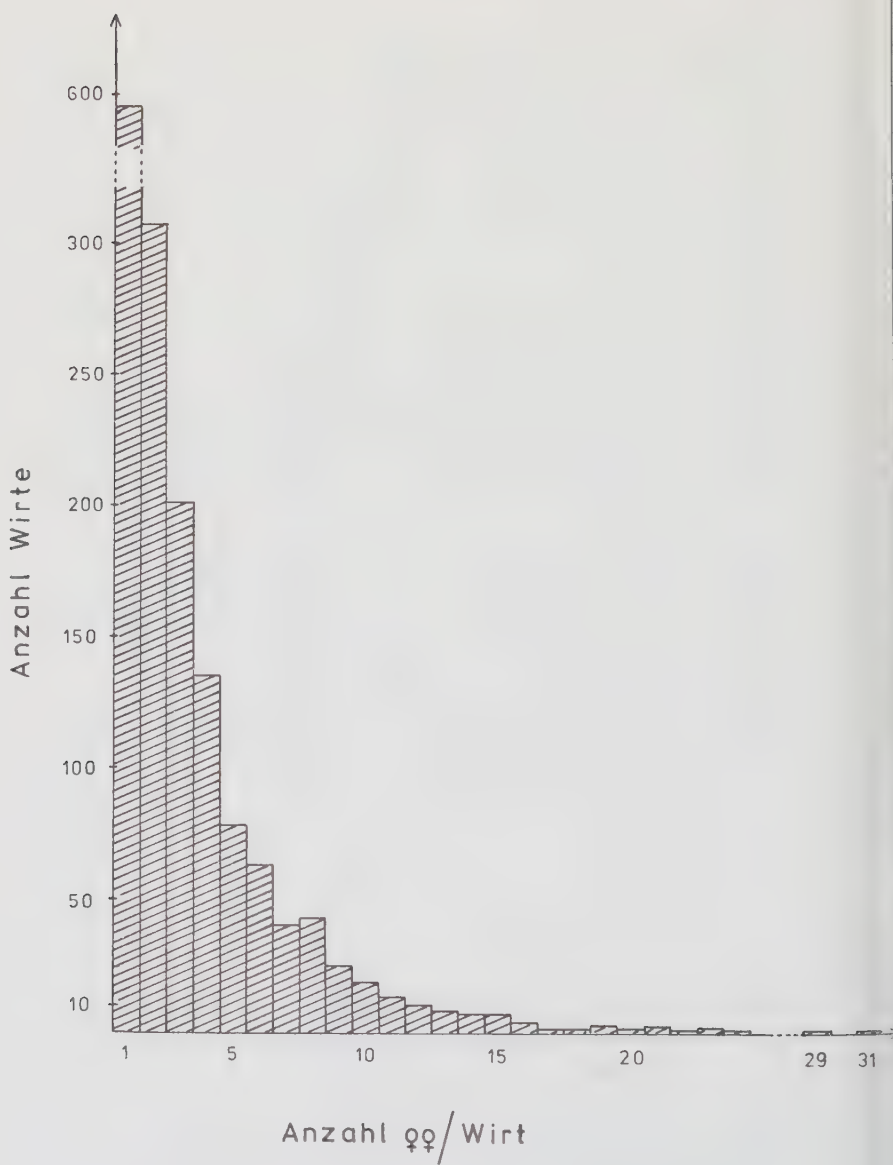


Abb. 98 : Häufigkeit verschiedener Anzahlen von Howardula-♀♀ / Wirt.

in der näheren Umgebung befinden.

Nachdem die jungen Howardula-♀♀ in die Wirtslarven eingewandert sind, setzt die Wachstumsphase und die Weiterentwicklung der Gonaden ein. Bei Sektionen von bodenlebenden Phyllotreta-Larven wurden insgesamt 20 Howardula-♀♀ gefunden, die alle mehr oder minder weit entwickelte Geschlechtsorgane besaßen, aber noch keine larvalen Nematoden in die Leibeshöhle der Wirte abgegeben hatten. Auch in frischgeschlüpften Käfern von 5 verschiedenen Fundorten betrug der Anteil der Parasiten, die keine oder nur ganz wenige Larven im Uterus enthielten, im Mittel noch 37% (Abb. 99). Im Fall von älteren Jungkäfern lag dagegen der Prozentsatz an Howardula-♀♀ dieses Stadiums nur bei 5%. In ihrer weiteren Entwicklung zeigen die Parasiten dann eine gute Synchronisation mit der Fortpflanzungsperiode des Wirtes. In Jungkäfern, die im Verlauf des Sommers geschlüpft sind und ihre Geschlechtsreife erst im nächsten Frühjahr erreichen, wachsen die Howardula-♀♀ zwar heran und bilden zahlreiche Eier und Larven aus, aber die jungen Nematoden bleiben in den meisten Fällen während der Herbst- und Wintermonate im Uterus und werden nicht in die Leibeshöhle der Wirte abgegeben. Dies bedeutet eine vorteilhafte Anpassung, da die Howardula-Larven während dieser Zeit ohnehin keine neuen Wirte infizieren könnten, und da eine starke Produktion von Nachkommen sowie das Wachstum der jungen Nematoden den Wirt während der Wintermonate zusätzlich belasten würde. Erst im nächsten Frühjahr, wenn die Käfer ihre Fortpflanzungsperiode beginnen, erhalten die Parasiten einen neuen Entwicklungsanstoß und setzen zahlreiche Larven in die Leibeshöhle der Wirte frei (Abb. 100). Wenn, wie es bei einigen Phyllotreta-Arten der Fall ist, ein Teil der Sommergeneration noch in demselben Jahr reif wird, könnten sich theoretisch auch die Nematoden erneut fortpflanzen. Bei Sektionen von Käfern der Sommergeneration wurden auch kleine freie Howardula-Larven im Hämocöl gefunden. Da aber nie beobachtet werden konnte, daß diese die Ovidukte der Wirte aufsuchten und freigesetzt wurden, läßt sich nicht mit Sicherheit sagen, ob die Nematoden sich tatsächlich erneut fortpflanzen.



Abb. 99 : Jüngerer parasitisches ♀ von *Howardula phyllotretae*.

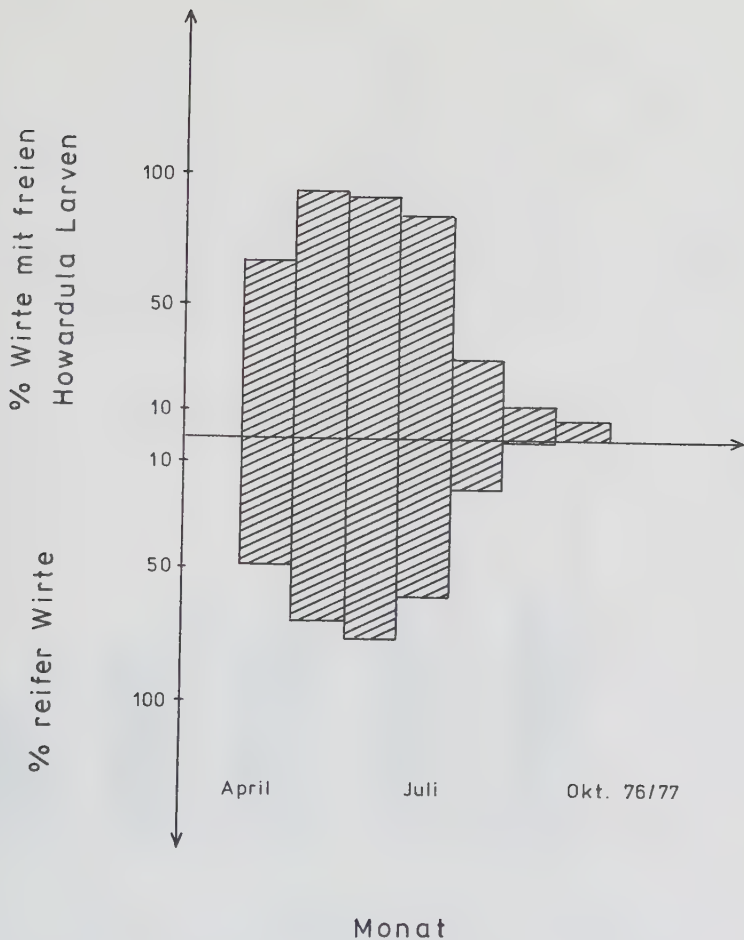


Abb. 100 : Synchronisation der Entwicklung von Wirt
(*Phyllotreta undulata*) und Parasit
(*Howardula phyllotretae*).

Obwohl die Howardula-♀♀ im Verlauf des Sommers und Herbstes in Jungkäfern, die sich in Ovarialdiapause befinden, heranre-
 schon zahlreiche Larven in ihrem Uterus ausbilden, sind Wachs-
 tum und Entwicklung zu diesem Zeitpunkt noch nicht abgeschlos-
 sen. Dies wird deutlich, wenn man die Körperlängen der ♀♀ zu
 verschiedenen Jahreszeiten vergleicht. Im Spätsommer und Herbst
 sind die Parasiten noch relativ klein und ihre Größen ändern
 sich auch im Verlauf des Winters nur wenig. Erst im nächsten
 Frühjahr, zur Fortpflanzungszeit der Käfer, erfolgt ein neuer
 Entwicklungsanstoß, und die Nematoden nehmen noch einmal be-
 trächtlich an Größe zu (Abb. 101) (N=876 ♀♀). Wie die Abb.101

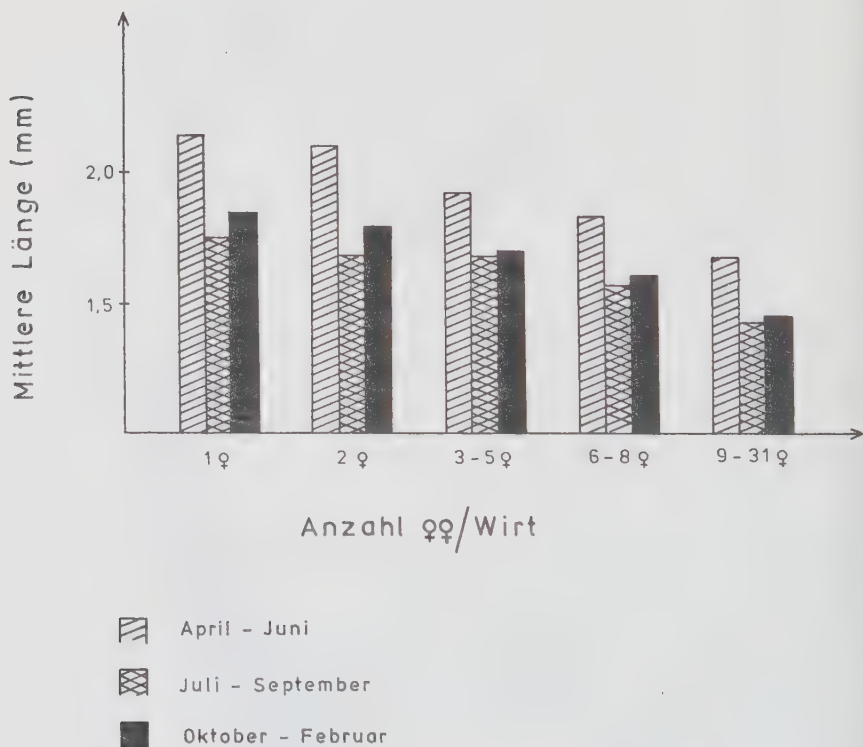


Abb. 101: Längen von Howardula-♀♀ in Abhängigkeit von der Jahreszeit und der Anzahl ♀♀/Wirt.

weiter zeigt, ändert sich die Körperlänge der reifen parasitischen Howardula-♀♀ nicht nur in Abhängigkeit von der Jahreszeit, sondern sie wird auch durch die Anzahl der Nematoden beeinflusst, die pro Wirt vorhanden sind. Je mehr Parasiten sich in einem Käfer befinden, desto kleiner sind die einzelnen Individuen. Eine entsprechende Reaktion auf Superparasitismus ist auch von einigen anderen Allantonematiden sowie von Steinternematiden und Mermithiden bekannt (GOODEY 1930, WELCH 1965). Als Ursache für dieses Phänomen wird meist ein Defizit an Nährstoffen angenommen, das durch die Konkurrenz der Parasiten untereinander entsteht. Als weiterer Grund käme möglicherweise auch Sauerstoffmangel in Frage, so daß die geringere Größe der Nematoden durch die Notwendigkeit bestimmt wäre, ein günstigeres Oberflächen/Volumenverhältnis zu erreichen (WELCH 1965). Im Fall von Hymenopteren konnte die Bedeutung des Sauerstoffs für die Konkurrenz der Parasiten schon nachgewiesen werden (FISHER 1963).

Ebenso wie die Größe der Parasiten, nimmt auch die Anzahl der Nachkommen eines ♀ mit steigender Individuenzahl pro Wirt stark ab. Wenn 1 - 2 Nematoden in einem Käfer vorhanden sind, so enthält der Uterus der ♀♀ während der Monate April bis Juni im Mittel 205 Junge. Treten dagegen mehr als 9 Parasiten in einem Wirt auf, so bilden sie im Mittel nur noch 60 Nachkommen aus (Abb. 102) (N=163 ♀♀). Die Zahl der Junglarven in einem ♀ wird nicht allein von dem Grad der Superparasitierung beeinflusst, sondern verändert sich auch im Verlauf des Jahres. Während von Juli bis Februar im Mittel nur 157 Nachkommen im Uterus der Nematoden vorhanden sind (1 und 2 ♀♀ pro Käfer), steigt ihre Zahl im April bis Juni, also zur Fortpflanzungszeit der Wirte, auf 205 an (N=84 ♀♀). Nicht nur die Zahl, sondern auch die Größe der Larven im Uterus der ♀♀ verändert sich im Verlauf des Jahres. Im Frühjahr, also zu einem Zeitpunkt, wenn viele Nematoden produziert und schnell freigesetzt werden, ist die Körperlänge der Larven kleiner als während der Herbstmonate, wenn die ♀♀ nur wenige Nachkommen ausbilden und diese dann längere Zeit in ihrem Uterus zurückhalten (Abb. 103)(N=783).

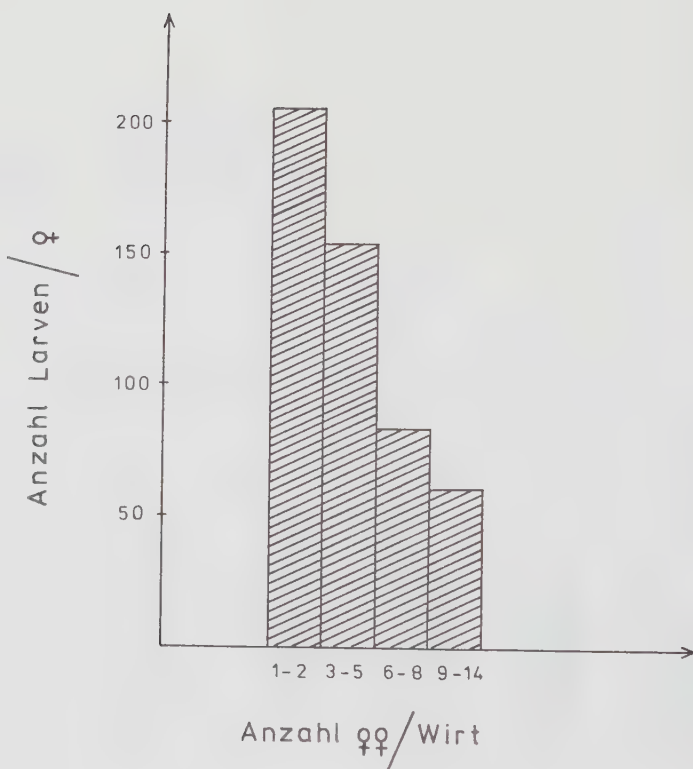


Abb. 102 : Anzahl Larven im Uterus von Howardula-♀♀
in Abhängigkeit von der Anzahl Nematoden-
♀♀/Wirt (April - Juni).

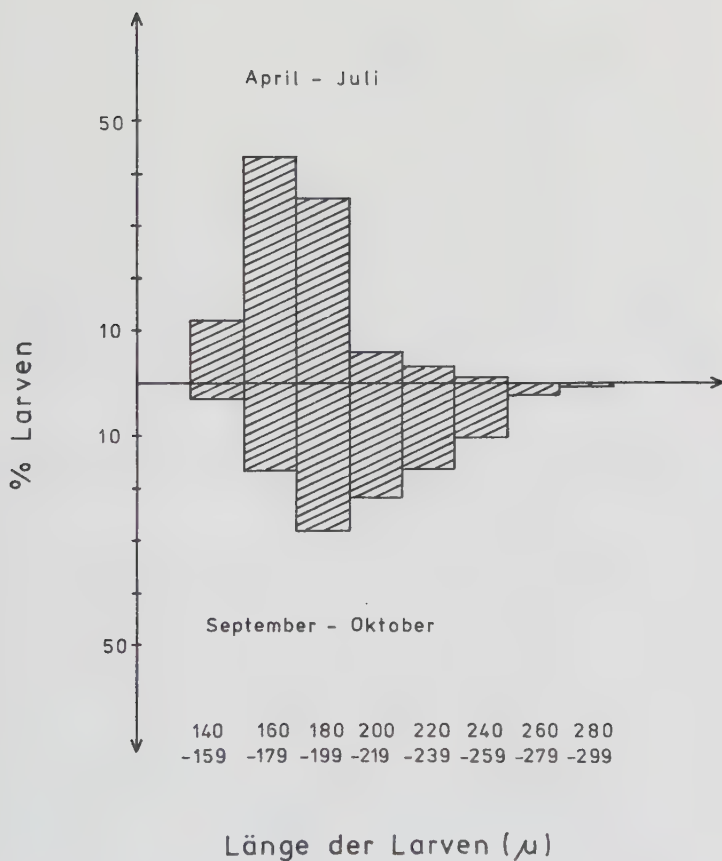


Abb. 103 : Jahreszeitlich bedingte Unterschiede in der Körperlänge bei Howardula-Larven aus dem Uterus von Howardula-♀♀.

Wie die Untersuchungen in verschiedenen Gegenden Mitteleuropas zeigten, ist *Howardula phyllotretae* ein häufiger und weit verbreiteter Parasit der Erdflöhe. Insgesamt wurden 9700 Käfer aus Österreich, der Schweiz und dem Rheintal sowie aus Schleswig-Holstein und Nordrhein-Westfalen seziert, und in allen diesen Gebieten konnten Nematoden festgestellt werden. In der Literatur liegen außerdem noch Nachweise aus England (OLDHAM 1933) und Rußland vor (FILIPJEV und SCHUURMANS-STEKHOVEN 1941). Auch innerhalb der einzelnen Regionen zeigt der Parasit eine gleichmäßige und weite Verbreitung. Er fehlte an keinem der 61 größeren Fundorte, an denen eine repräsentative Anzahl von mindestens 50 Käfern seziert worden war. Die Parasitierungsraten lagen in allen Gebieten häufig zwischen 5-40% und stiegen sogar bis maximal 93% an.

Tabelle 19 : Parasitierung von *Phyllotreta* spp. durch *Howardula phyllotretae*

Parasitierungsrate in %	Anzahl Fundorte
0	0
0,1-10	19
10,1-20	18
20,1-30	10
30,1-40	8
40,1-50	4
> 50,1	2

Vergleicht man die Parasitierungsraten verschiedener *Phyllotreta*-Arten an denselben Fundorten, so ergeben sich z.T. große Unterschiede. Da nicht alle Arten gemeinsam an sämtlichen Fundstellen vorkamen, werden sie in der folgenden Tabelle jeweils nur paarweise verglichen.

Tabelle 20 : Parasitierung verschiedener Phyllotreta-Arten
durch *Howardula phyllotretae* (Aufsummiert aus
allen Fundorten)

Phyllotreta-Arten	Parasitierungsrate %	Anzahl untersuchter Käfer	Signifikanz
<i>undulata/atra</i>	25,2/13,3	3259	0,1%
<i>undulata/diademata</i>	28,6/ 9,8	2172	0,1%
<i>undulata/vittata</i>	28,8/ 9,7	2815	0,1%
<i>undulata/cruciferae</i>	23,7/ 0	1396	0,1%
<i>undulata/nemorum</i>	20,8/ 0	1056	0,1%
<i>undulata/armoraciae</i>	20,0/ 0,1	1070	0,1%

Die Prozentzahlen für *P.undulata* schwanken etwas, da je nach dem Vorkommen der Vergleichsarten verschiedene Fundorte berücksichtigt wurden. Von den 5 zuerst aufgeführten Erdflöhenarten weist also *P.cruciferae* die niedrigste und *P.undulata* die höchste Parasitierungsrate auf. Im Gegensatz hierzu gibt KAUFMANN (1925) für *P.atra/cruciferae* einen größeren Befall als für *P.undulata* an. Dies muß nicht unbedingt einen Widerspruch zu meinen Befunden bedeuten, da *P.atra* an einzelnen Fundorten gelegentlich auch höhere Parasitierungsraten als *P.undulata* aufweisen kann. OLDHAM (1935) stellte seinerseits bei mehrjährigen Untersuchungen in England für *P.undulata* ebenfalls einen stärkeren Befall als für *P.nigripes*, *atra* und *cruciferae* fest. JOURDHEUIL (1960b), der die höchsten Parasitierungsraten bei *P.aerea*, *consobrina* und *undulata* fand, führt dieses Phänomen darauf zurück, daß die drei genannten Arten noch eine Herbstgeneration ausbilden. Dies kann aber nicht die einzige Ursache sein, da sich der Unterschied, den ich zwischen *P.atra* und *cruciferae* feststellte, hierdurch nicht erklären läßt. Im Fall von *P.cruciferae* wurden bei den 562 sezierten Käfern, die von 30 verschiedenen Fundorten aus Österreich, dem Rheintal, der Schweiz und Schleswig-Holstein stammten und zu unterschiedlichen Zeiten gefangen worden waren, kein einziges ♀ von *H.phyllotretae* gefunden. An den glei-

chen Fundstellen war *P. atra* aber häufig zu 4-20% und *P. undulata* sogar bis zu 65% parasitiert. OLDHAM (1935) fand dagegen in England gelegentlich Käfer von *P. cruciferae*, die mit *H. phyllotretae* infiziert waren, aber die mittlere Parasitierungsrate lag mit 3,6% niedriger als bei *P. undulata*, *nigripes* und *atra*. Im Fall von *P. cruciferae* ist das seltene Auftreten von *Howardula* nicht ohne weiteres aus der Lebensweise dieser Käfer zu erklären, da ihre Larven sich, ebenso wie die der übrigen stärker parasitierten Erdflöhe, im Boden entwickeln. Bei den beiden anderen *Phyllotreta*-Arten, nämlich *P. nemorum* und *P. armoraciae*, die frei von Tylenchiden sind, läßt sich das Fehlen der Nematoden dagegen auf den Habitatwechsel der Larven zurückführen. Diese Erdflöhe legen ihre Eier zwar z.T. noch in oder dicht über der Erde ab, aber die schlüpfenden Jungtiere verlassen den Boden sofort und bohren sich in Stengel oder Blätter der Wirtspflanzen ein. Sie sind dem Angriff der Nematoden also nur in der kurzen Zeitspanne ausgesetzt, während der sie sich noch in der Erde aufhalten. Bei den insgesamt 1085 sezierten Käfern von *P. armoraciae* und *nemorum*, die von 17 verschiedenen Fundorten stammten, konnte ich nur in einem Fall eine Parasitierung mit *Howardula* feststellen. Entsprechendes gilt auch für die minierende Art *P. zimmermani* Crotch in Nordamerika, die keinen oder nur einen sehr geringen Befall aufweist (SMITH und PETERSON 1950, ELSEY 1977b). Durch den Lebensraumwechsel ist es den minierenden Erdflöhen also weitgehend gelungen, den Tylenchiden zu entkommen. Allerdings sind sie in dem neuen Habitat aber nun durch verschiedene Parasiten aus der Gruppe der Hymenopteren gefährdet (Kapitel 5.4.1.).

Die Schwankungen der Parasitierungsraten im Verlauf eines Jahres oder in aufeinanderfolgenden Jahren ließen sich im Gebiet des südlichen Rheintals und in der Westschweiz in den meisten Fällen kaum kontinuierlich über längere Zeit hinweg beobachten. Eine Ursache hierfür ist die wechselnde Fruchtfolge, die die Erdflohpopulationen in einem begrenzten Gebiet zum Verschwinden bringen kann, oder wenigstens bewirkt, daß sich die Käfer in der weiteren Umgebung verteilen

und mit anderen Populationen vermischen. Auch Ruderalbiotope sind für kontinuierliche Beobachtungen weniger geeignet, da die Erdflöhzahlen meist gering sind und sich außerdem Pflanzenbestand und Vegetationsdichte im Verlauf des Sommers bzw. in aufeinanderfolgenden Jahren verändern, so daß die Stellen ihre Attraktivität für die Käfer verlieren. Weitere Schwierigkeiten für fortlaufende Beobachtungen ergeben sich auch auf Grund der Käferwanderungen, da die Erdflöhe im Frühjahr zunächst in Ruderalbiotopen auf Wildkruzifern, später dann auf angebauten Kreuzblütlern in Gärten und Äckern und im Herbst schließlich auf Raps und Rübsenfeldern anzutreffen sind. Deshalb konnten nur in wenigen Fällen länger andauernde Untersuchungen durchgeführt werden, die zudem nicht immer ein einheitliches Bild ergaben. Die Ergebnisse einer Beobachtungsreihe, die sich über ein ganzes Jahr erstreckte, sind in Abb. 104 dargestellt. In anderen Fällen, in denen der Verlauf der Parasitierung nur über kürzere Zeitabschnitte oder nicht lückenlos verfolgt werden konnte, wurden die dargestellten Entwicklungstendenzen meist bestätigt. Die Abnahme des Befalls während des Winters betrug allerdings in den beiden anderen beobachteten Populationen weniger als 10%. Im Verlauf des Frühjahrs sinken die Parasitierungsraten im allgemeinen nur wenig ab. Erst mit dem Erscheinen der neuen Käfergeneration treten stärkere Veränderungen auf. Diese können in Abhängigkeit von den jeweiligen Umweltbedingungen eine Abnahme oder Zunahme bedeuten. In der Regel findet aber ein starker Anstieg der Parasitierungsrate erst im Herbst statt. Auch JOURDHEUIL (1960b) stellte in Frankreich fest, daß in den Sommermonaten meist wenige Käfer infiziert waren, während ein sehr großer Befall im Herbst bei den Arten *P. undulata*, *aerea* und *consobrina* auftrat. Da gerade diese drei Erdflöhe noch eine Herbstgeneration ausbilden, könnte hierin die Ursache für das verstärkte Auftreten der Nematoden liegen. Möglicherweise entwickeln sich die parasitierten Erdflöhe zudem langsamer als gesunde Tiere. Vielleicht tritt im Fall von *Howardula* aber auch ein ähnliches Phänomen auf, wie es bei Käfern beobachtet wurde,

die von *Microctonus* (Hymenoptera) parasitiert waren. Solche Individuen suchen das Winterquartier später auf als nicht befallene Tiere, so daß der prozentuale Anteil infizierter Erdflöhe im Herbst ansteigt. (KAUFMANN 1925).

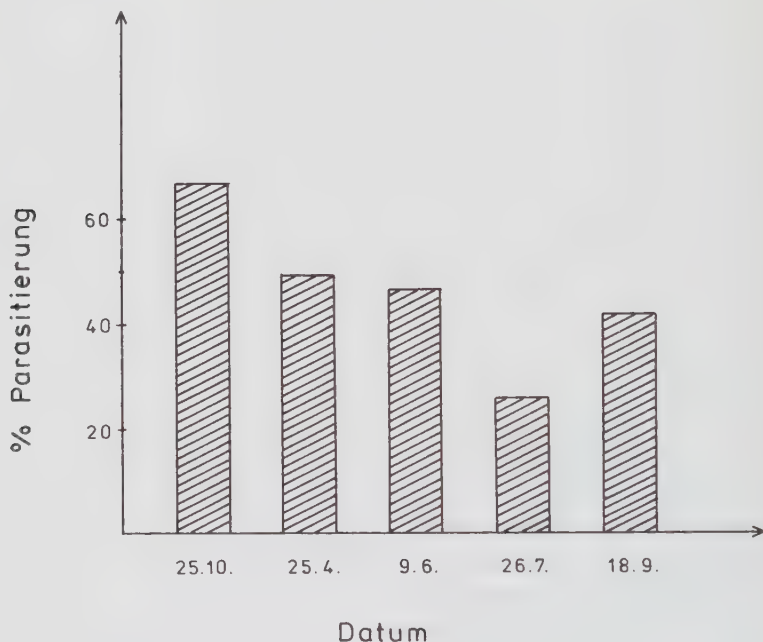


Abb. 104 : Änderung der Parasitierungsraten im Verlauf des Jahres bei Befall von *Phyllotreta* spp. durch *Howardula phyllotretae*.

Der Parasitismus durch Nematoden kann die jeweiligen Insektenwirte in verschiedener Weise und in unterschiedlichem Maße beeinflussen. Bei Befall mit Tylenchiden treten in der Regel keine äußerlich sichtbaren morphologischen Veränderungen auf, aber oft wird die Fertilität und Vitalität der Insekten beeinträchtigt. Der Einfluß auf die Überlebensrate der Wirte ist aber häufig nur gering, da sich offensicht-

lich in den meisten Fällen ein guter Gleichgewichtszustand eingestellt hat.

Um die Auswirkung des Parasitismus mit *H.phyllotretae* auf die Mortalität der Erdflöhe festzustellen, wurden folgende Versuche durchgeführt. Von einer *Phyllotreta*-Population, die im Herbst gefangen und ins Labor gebracht worden war, wurden im Verlauf des Oktobers die sterbenden Käfer sowie zur selben Zeit die gleiche Anzahl lebender Tiere seziiert (N=400). In diesem Fall zeigte sich kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Fraktionen im Bezug auf ihren Befall mit *Howardula*. In einer anderen Versuchsreihe wurden die Parasitierungsraten von Erdflöhpopulationen vor und nach der Überwinterung in Gefangenschaft und im Freiland verglichen. Bei den Erdflöhen (*P.undulata*), die in Käfigen unter natürlichen Temperaturbedingungen überwintert hatten, sank der Prozentsatz parasitierter Individuen von 88,8% im Herbst (N=196) auf 77,0% im Frühjahr (N=204) ($P < 1\%$). Im Freiland ergaben sich einmal Werte von 66,7 und 48,9% (N=233) ($P < 1\%$), während an einer anderen Stelle in demselben Jahr keine Unterschiede festzustellen waren (38,6%/38,8%) (N=150). Der Einfluß der Parasiten auf die Mortalität der Käfer ist also gering, selbst dann, wenn zusätzliche Streßfaktoren wie z.B. die Überwinterung auftreten.

Auch bei anderen Insekten wird durch den Befall mit Tylenchiden häufig nicht so sehr die Lebensfähigkeit der Wirte als vielmehr die Fertilität beeinträchtigt. So ist z.B. von verschiedenen *Howardula*-Arten bekannt, daß sie die Ovarien der parasitierten Tiere partiell bis völlig in ihrer Entwicklung hemmen oder sie ganz zerstören, wenn die Larven auf diesem Wege auswandern (COBB 1921, ELSEY und PITTS 1976, LYSAGHT 1937, REMILLET und VAN WAEREBEKE 1975, RIDING und HAGUE 1974, WELCH 1959). Im Fall von *Howardula phyllotretae* ist der Einfluß der Nematoden auf die Wirte in der Regel nicht so stark, daß die Ovarienentwicklung völlig unterbunden wird. So war z.B. bei Käfern der Art *P.undulata* in 73% der parasitierten ♀♀ eine, wenigstens teilweise, Weiterentwicklung der Gonaden festzustellen, verglichen mit 86% bei befallsfreien Erdflö-

hen ($N=444$, $P<1\%$). In einigen Fällen wurde die Eireifung auch dann nicht verhindert, wenn bis zu 8 Nematoden in einem Wirt vorhanden waren. Bei anderen Chrysomeliden, die von Howardula-Arten parasitiert werden, ist der Einfluß der Nematoden z.T. ähnlich gering, z.T. aber auch wesentlich stärker. So ergeben sich bei Colaspis brunnea F. nur geringe Unterschiede von 74 und 82% entwickelter ♀♀ bei befallenen bzw. gesunden Käfern (ELSEY 1979). Im Fall von Epitrix hirtipennis Melsheimer liegen die Zahlen dagegen bei 12 bzw. 93% für parasitierte und unparasitierte ♀♀ (ELSEY und PITTS 1976).

Da Howardula phyllotretae die Fortpflanzung der Erdflöhe nicht völlig unterbindet, blieb noch die Frage zu klären ob und inwieweit die Anzahl der abgelegten Eier reduziert wird. Um die entsprechenden Vergleichswerte zu ermitteln, wurden Käfer, die in Gefangenschaft überwintert hatten, im zeitigen Frühjahr ins Labor geholt und nach der Kopulation paarweise in Einzelzucht gehalten (s. Kapitel 3.4.2.). Im Verlauf dieser Versuche legten die gesunden ♀♀ von P.undulata 28 Eier ab ($N=134$), die parasitierten Individuen dagegen nur 6 Eier ($N=33$) ($P<0,1\%$). Die Nematoden üben also doch einen Einfluß auf die Nachkommenzahl der parasitierten Käfer aus, wenn auch die Gonadenentwicklung nicht unbedingt völlig unterbunden wird.

Im Fall von Howardula phyllotretae haben sich die Beziehungen zwischen Wirt und Parasit also so entwickelt, daß die Käfer nicht zu stark geschädigt werden. Diese gute Anpassung ist für die Nematoden von Bedeutung, da sie sich auf Grund ihres Entwicklungszyklus nur weiter vermehren können, wenn die Wirte bis zum Erreichen der Fortpflanzungsreife überleben. Falls die parasitierten Käfer noch in der Lage sind, Eier zu legen, so wirkt sich dies günstig für die Nematodenlarven aus, die gleichzeitig abgegeben werden. Sie finden dann nach dem Erreichen des adulten Stadiums sofort frischgeschlüpfte Käferlarven zur Neuinfektion vor.

Die gute Anpassung von Howardula phyllotretae an den Wirtsorganismus zeigt sich außerdem auch darin, daß die Parasiten

keine Abwehrreaktionen der Blutzellen hervorrufen. So war von den 4390 untersuchten Nematoden nur ein einziges ♀ (oder möglicherweise auch ein Mermithid), abgekapselt worden.

Bezüglich der Bedeutung von *Howardula phyllotretae* als Kontrollfaktor für die Erdflöhpopulationen und hinsichtlich ihrer Eignung für die biologische Bekämpfung der Phyllotreta-Arten ergibt sich auf Grund des bisher Gesagten folgende Beurteilung. Der Parasit scheint zunächst günstige Voraussetzungen zu bieten, da er weit verbreitet ist und unter den verschiedensten klimatischen Bedingungen vorkommt. Außerdem weist er auch im Frühjahr, also zur Fortpflanzungszeit der Käfer, hohe Befallsraten auf. Als großer Nachteil erweist sich aber der geringe Einfluß des Parasiten auf den Wirt. So steigt die Mortalitätsrate gar nicht oder nur wenig an, und die Eiproduktion wird zwar eingeschränkt, aber meist nicht völlig unterbunden. Abgesehen von der begrenzten Wirksamkeit der Parasiten sprechen auch noch andere Faktoren gegen eine Verwendung von *H. phyllotretae* für die biologische Bekämpfung. Zum einen würden sich Schwierigkeiten bei der Zucht ergeben, da es bisher noch nicht gelungen ist, entomophage Tylenchiden auf künstlichen Nährmedien zur Weiterentwicklung zu bringen. Die Vermehrung mit Hilfe einer Wirtspopulation im Labor wäre zwar möglich, aber dürfte ebenfalls schwierig durchzuführen sein, da schon die Zucht der Wirte problematisch ist. Zum anderen kommt noch erschwerend hinzu, daß die infektiösen Stadien der Nematoden keine Dauerlarven sind, sondern nur kurz leben und empfindlich auf widrige Umweltbedingungen reagieren. Die Einführung der Parasiten in ein Gebiet könnte also nur durch die Freilassung infizierter Käfer geschehen, deren anfängliche Zahl wegen der geringen Dispersionsfähigkeit der freilebenden Nematoden wahrscheinlich relativ groß sein müßte. Dies bedeutet dann zunächst eine zusätzliche erhöhte Schädlingspopulation und damit eine weitere Belastung der Pflanzen. Diese rein methodischen Schwierigkeiten könnten gegebenenfalls gelöst werden, aber für die biologische Bekämpfung der Erdflöhe in Kanada

kommt dieser Parasit darüberhinaus auch deshalb nicht in Frage, weil er gerade *P. cruciferae*, also diejenige Art, die dort am schädlichsten ist, nach meinen Beobachtungen gar nicht bzw. nach den Angaben von OLDHAM (1935) nur in geringem Maße befällt.

5.2.2. DORYLAIMIDA (MERMITHIDAE)

Die zweite Gruppe von Nematoden, die in den Larven und Imagines der Gattung *Phyllotreta* vorkommt, umfaßt verschiedene Arten aus der Familie der Mermithidae. Die Vertreter dieser Familie leben als Parasiten in Invertebraten terrestrischer und aquatischer Lebensräume. Sie befallen in den meisten Fällen Insekten, aber sie sind z.T. auch in Spinnen, Mollusken, Krebsen, Blutegeln und anderen Nematoden zu finden (POINAR 1975). Ihr Entwicklungszyklus verläuft im typischen Fall folgendermaßen: Die adulten Nematoden legen ihre Eier im Freien außerhalb der Wirtstiere ab. Die Junglarven häuten sich zunächst einmal innerhalb des Eis, schlüpfen dann und dringen in den meisten Fällen direkt durch die Kutikula in die Leibeshöhle der Wirtstiere ein. Dort parasitieren sie eine Zeitlang, verlassen dann ihre Wirte und entwickeln sich im Freien nach einer oder mehreren Häutungen zu adulten Nematoden.

Um die Mermithiden im Labor zu sammeln und zu adulten Tieren züchten zu können, wurden die Käfer aus befallenen Populationen in Plastikdosen gehalten, die 1 - 2 cm hoch mit Sand gefüllt waren (Abb.2). Die Larven, die ihre Wirte verlassen, suchen die Bodenschicht auf und können von Zeit zu Zeit ausgewaschen und in kleinere Behälter überführt werden. Als Zuchtgefäße verwendete ich Glaspetrischalen von 4-7 cm Durchmesser und 2 cm Höhe. Sie waren mit angefeuchtetem Sand gefüllt und wurden unter hoher Luftfeuchtigkeit aufbewahrt. Die Weiterzucht erfolgte dann bei 15°, da diese Temperatur einen Kompromiß zwischen den Ansprüchen der auftretenden Parasitengattungen darstellt.

Die Mermithiden, die ich im Verlauf meiner Untersuchungen aus Erdflöhen der Gattung *Phyllotreta* ziehen konnte, wurden von Dr. Kaiser (Graz) als folgende Arten bestimmt:

- 1) Hexameris albicans Sieb
- 2) Amphimeris elegans Hagmeier
- 3) Amphimeris n.sp.
- 4) Psammomermis n.sp.
- 5) Eine Art aus der *Hexameris brevis* Gruppe

Im Fall des letztgenannten Mermithiden konnte die Art nicht genauer bestimmt werden, da es sich hier um eine Artengruppe handelt, die noch einer Revision bedarf.

Die ♂ der oben erwähnten Mermithiden-Gattungen (♀♀ traten in den Erdflöhen nicht auf; s.unten), lassen sich an den folgenden Merkmalen unterscheiden: Die Amphimermis-Arten besitzen lange, paarige, umeinander gewundene Spiculae, während diese bei den Vertretern der beiden anderen Gattungen kürzer sind und parallel nebeneinander liegen. Hexamermis und Psammomermis lassen sich dadurch gegeneinander abgrenzen, daß den letzteren eine gekreuzte Faserschicht in der Kutikula fehlt. Die beiden Hexamermis-Arten können schon auf Grund der Länge unterschieden werden, da die ♂ von 'Hexamermis brevis' aus Erdflöhen in der Regel zwischen 0,7 - 1,5 cm messen, während Hexamermis albicans Größen von 1,5 - 2,9 cm erreicht.

Die beiden Mermithiden-Arten Amphimermis elegans und Hexamermis albicans traten sowohl in den Imagines verschiedener Phyllotreta-Arten als auch in den minierenden Larven von P. nemorum auf. Die anderen Parasiten wurden dagegen nur aus adulten Wirten gezogen. Die Anzahl der untersuchten Imagines war allerdings auch weitaus höher als diejenige der Larven. Für die oben genannten 5 Mermithiden-Arten stellen diese Funde die ersten Nachweise aus Käfern der Gattung Phyllotreta dar. Zwar wurden schon von anderen Autoren Mermithidenlarven in Erdflöhen gefunden, aber ihre genaue Identität konnte in keinem Fall ermittelt werden (NEWTON 1931, PYATAKOVA 1928). Von einigen der erwähnten Mermithiden-Arten sind schon verschiedene andere Wirte bekannt. So soll z.B. H.albicans in Vertretern mehrerer Insektenordnungen sowie in Tausendfüßlern und Schnecken vorkommen (HAGMEIER 1912, POINAR 1975). Zahlreiche dieser Angaben beruhen aber nur auf der Untersuchung parasitischer Larven und sind somit wenig zuverlässig. Für eine größere Spezifität dieses Mermithiden sprechen dagegen die Befunde von KAISER (1977). Er konnte nachweisen, daß H.albicans gewisse Präferenzen, sogar innerhalb der Insekten, zeigt. Bezüglich der Identität des Mermithiden aus Schnecken, der ebenfalls als H.albicans beschrieben worden

ist, kommt KAISER (1977) auf Grund von Infektionsversuchen und jahreszeitlichem Auftreten zu der Ansicht, daß es sich bei der 'Schneckenform' und 'Chrysomelidenform' wohl um zwei verschiedene Arten handelt. Eindeutige morphologische Kriterien ließen sich aber nicht finden, da die Unterschiede auch durch den Einfluß der verschiedenen Wirte hervorgerufen sein könnten.

Amphimermis elegans besitzt ebenfalls einen weiten Wirtskreis. Dieser Parasit wurde in verschiedenen Chrysomeliden sowie in Acrididen und Forficuliden sicher nachgewiesen (KAISER 1977). Bei den zwei neuen Arten aus den Gattungen *Amphimermis* und *Psammomermis* stellen die Erdflöhe den ersten Wirtsnachweis dar. Dr. Kaiser wird diese Nematoden beschreiben, da ihm zusammengehörige ♀♀ und ♂♂ aus Kopulationsknäueln zur Verfügung stehen.

Bei sämtlichen Mermithiden, die ich aus *Phyllotreta*-Arten ziehen konnte, handelte es sich ausschließlich um männliche Tiere (N=73). Auch in den beiden Fällen, in denen die größeren Erdflöhe, *P. armoraciae* und *P. nemorum*, befallen waren, entwickelten sich nur ♂♂. Bekanntlich erfolgt die Geschlechtsbestimmung bei den Mermithiden phänotypisch und zwar entstehen bei mehr oder minder starkem Superparasitismus männliche Tiere, während sich ♀♀ dann entwickeln, wenn nur ein oder wenige Individuen pro Wirt vorhanden sind (BAYLIS 1944, CHRISTIE 1929, COBB et al. 1927, EZENWA et al. 1975). Die Ursachen für dieses Phänomen könnten in der Ernährung, der Anhäufung von Abfallstoffen oder der Sauerstoffversorgung liegen (WELCH 1965). Wie meine Ergebnisse zeigen, üben kleine Wirte einen ähnlichen Effekt auf die Geschlechtsbestimmung der Mermithiden aus wie der Superparasitismus. Entsprechende Beobachtungen machten POINAR und GYRISCO (1962) an *Hexameris aryalis* Poinar und Gyrisco in *Hypera postica* Gyll. (Curculionidae). Die *Phyllotreta*-Arten stellen also für die Mermithiden einen Fehlwirt dar, da die Käfer so klein sind, daß sich nur ♂♂ aber keine ♀♀ in ihnen entwickeln können.

Die parasitischen Stadien der Mermithiden sind sowohl in den Larven als auch in den Imagines verschiedener Phyllotreta-Arten zu finden. Ein Teil der Nematoden durchläuft die gesamte parasitäre Entwicklung schon in den Wirtslarven und verläßt diese dann im Juni und Juli. Da die ersten Jugendstadien der Käfer im Mai erscheinen, dauert also die larvale Phase der Mermithiden im Wirt günstigenfalls wohl weniger als einen Monat. Bei den jungen Nematoden, die in den Imagines der Phyllotreta-Arten zu finden sind, könnte es sich möglicherweise um Individuen handeln, die Altlarven oder Puppen befallen haben und über die Metamorphose hinaus ins adulte Stadium mit übernommen worden sind. Solch ein Entwicklungsverlauf wurde z.B. bei *Hexameris aryalis* Poinar und *Gyriscus* in *Hypera postica* Gyll. beobachtet (POINAR und GYRISCO 1962). Denkbar wäre aber auch eine Neuinfektion der Imagines, da zumindest *Hexameris albicans* an der Vegetation emporklettert und in Laborversuchen auch adulte Kartoffelkäfer befällt (DREA, FUESTER, MERCADIER und HOYER 1977, KAISER 1977). Die Mermithiden sind während des ganzen Jahres, also auch im Winter, in den Imagines der Phyllotreta-Arten zu finden, und dementsprechend erstreckt sich das Erscheinen der postparasitischen Larven vom Frühjahr bis zum November. Die ersten Nematoden verlassen ihre Wirte schon im März, also sobald die Erdflöhe ihre Aktivität wieder aufnehmen. Bei Käfern, die in Gefangenschaft unter natürlichen Temperaturbedingungen überwintert hatten und dann im Februar ins Labor geholt wurden, ergab sich folgender zeitlicher Verlauf beim Erscheinen der postparasitischen Larven vom *Hexameris brevis* Typ: Bei 17,5°C tauchten die meisten Nematoden 21-30 Tage nach dem Ende der Überwinterungsphase auf, bei 20 ° betrug die Zeitdauer 11-20 und bei 23° 1-10 Tage. Die parasitischen Mermithidenlarven, die so weit herangewachsen sind, daß sie ihre Wirte verlassen können, bohren sich an weichhäutigen Körperbereichen durch die Kutikula hindurch, um ins Freie zu gelangen. Bei den Erdflöhlarven geschieht dies in der Regel am Hinterende des Tieres, während bei den Imagines verschiedene Austrittsstellen beobachtet werden konnten. So verlassen die Mermithiden ihre Wir-

te beispielsweise zwischen Kopf und Halsschild, im Bereich der weichhäutigen dorsalen Tergite oder am Hinterende des Käfers. Die Zeitdauer, die die Nematoden benötigen, um ins Freie zu gelangen, variierte in den beobachteten Fällen zwischen 5 Minuten und einer Stunde. Wenn mehrere Mermithiden zusammen in einem Käfer parasitieren, kann es allen gelingen, ihre Entwicklung im Wirt abzuschließen, falls sie ungefähr gleich alt sind. So beobachtete ich in einem Fall, daß hintereinander 5 Larven denselben Käfer verließen. Bei Mermithiden von unterschiedlichem Alter überlebt der junge Nematode dagegen nicht, da der Wirt stirbt, nachdem der ältere Parasit ins Freie gelangt ist.

Diejenigen Mermithiden ♂♂, die ihre Wirte im Frühjahr und Sommer verlassen hatten, wurden unter Laborbedingungen noch in demselben Jahr geschlechtsreif. Die postparasitischen Larven, die im Herbst erscheinen, erreichen das adulte Stadium im Freiland aber wohl erst im nächsten Frühjahr.

Parasiten aus der Familie der Mermithiden wurden an den verschiedensten Fundorten in Österreich, der Schweiz und dem Rheintal festgestellt, aber in allen diesen Gebieten war die Befallsrate der adulten Käfer (N=9700) gering und ging nie über 7% hinaus.

Tabelle 21 : Parasitierung adulter Käfer von *Phyllotreta* spp. durch Mermithiden

Parasitierungsrate in %	Anzahl der Fundorte
0	33
0,1-5	27
5,1-10	1
> 10	0

Unter den verschiedenen Mermithiden-Arten, die in den adulten Erdflöhen parasitieren, kamen *Hexameris albicans* und '*Hexameris brevis*' bei weitem am häufigsten vor, gefolgt von *Amphimeris elegans*. Die beiden Arten *Amphimeris* n.sp.

und *Psammomermis* n.sp. waren dagegen nur in wenigen Exemplaren vertreten.

Auch in den blattminierenden Larven von *P.nemorum* konnten Mermithiden nachgewiesen werden und zwar handelte es sich um *Hexamermis albicans* sowie *Amphimermis elegans*. Diese Parasiten traten nur an 9 der 44 untersuchten Fundorte auf, wobei die Befallsraten sieben mal unter 5% und zweimal zwischen 5 und 8% lagen. Die Larven von *P.nemorum* sind also trotz ihrer minierenden Lebensweise nicht völlig vor den Mermithiden geschützt. Da die Eier dieser Art in die Erde abgelegt werden, kann die Infektion im Boden erfolgen, sobald die Jungtiere schlüpfen. Bekanntlich klettert aber z.B. *Hexamermis albicans* auch an der Vegetation empor (DREA et al.1977). Deshalb wäre eventuell in Einzelfällen ein Befall von Larven denkbar, die sich, wie z.B. beim Minenwechsel, frei auf dem Blatt bewegen.

Zwischen den Parasitierungsraten von Imagines und Larven konnten bei dem Blattminierer *P.nemorum* keine großen Differenzen festgestellt werden. In beiden Fällen lagen die Werte zwischen 0-10%, und die Unterschiede betrugen immer weniger als 5%. Im Fall der bodenlebenden Arten können die Abweichungen aber z.T. auch mehr als 5 % ausmachen, da bei den Larven, im Gegensatz zu den Imagines, z.T. Befallsquoten von über 10% erreicht werden. PYATAKOVA (1928) stellte in Rußland sogar Parasitierungsraten von bis zu 40% fest.

Der Befall der Erdflöhe mit Mermithiden ruft in der Regel keine äußeren morphologischen Veränderungen bei den Wirten hervor. Nur gegen das Ende der Parasitierungszeit lassen sich die betroffenen Käfer z.T. an einer Anschwellung des Abdomens erkennen. Da die Mermithiden bis zu 2,9 cm lang werden können und die adulten Erdflöhe nur eine Gesamtgröße von 2,2-3,5 cm aufweisen, müssen die Nematoden mehrfach aufgerollt im Abdomen liegen, dessen Intersegmentalhäute durch die Volumenzunahme stark gedehnt werden. Der Mermithid ernährt sich von der Hämolymphe des Wirtes und entzieht ihm im Laufe seiner Entwicklung alle Nahrungsreserven. Wenn der Parasit den Käfer verläßt, ist dieser entweder bereits tot, oder er stirbt

bald darauf, da er schon stark geschwächt ist und nun durch die Öffnung in der Kutikula außerdem noch Körperflüssigkeit verliert und mit Krankheitskeimen infiziert werden kann.

Der Parasitismus durch Mermithiden schädigt den Wirt also so stark, daß er immer den Tod des befallenen Tieres hervorruft. Trotzdem eignen sich die Nematoden aber nicht für eine biologische Bekämpfung der Phyllotreta-Arten, da diese Käfer Fehlwirte sind, in denen nur männliche Mermithiden entstehen, so daß die Parasiten sich auf Kohlerdflöhen alleine nicht vermehren können und keine stabile Population aufzubauen vermögen.

Bei den Imagines der Gattung *Phyllotreta* wurden gelegentlich parasitische Milben aus der Familie der Trombidiidae gefunden. Die Vertreter dieser Gruppe leben im Larvenstadium zunächst ektoparasitisch an verschiedenen Arthropoden. Später verlassen sie den Wirt und wandeln sich durch jeweils eine Häutung zu Nymphen bzw. Imagines um. Diese beiden Stadien ernähren sich räuberisch von Insekteneiern und z.T. wohl auch von kleineren Arthropoden. Die Milben überwintern als Nymphen oder Imagines und beginnen dann im nächsten Frühjahr mit der Eiablage (BAKER et al. 1956).

Die Milbe, die an den *Phyllotreta*-Arten gefunden wurde, stammt aus der Gattung Trombidium und zwar handelt es sich wahrscheinlich um die Spezies *T. holosericeum* L.. Dies ist eine über ganz Europa verbreitete euryöke Trombidiide, die als Schmarotzer von verschiedenen Insektenordnungen und Spinnen bekannt ist. Dieselbe Art soll nach den Beobachtungen von MEUCHE (1940) auch den Rapserdfloh *Psylliodes chrysocephala* L. befallen. Von Käfern aus der Gattung *Phyllotreta* liegen bisher nur Angaben über eine nicht näher bestimmte Trombidiide aus Rußland bzw. Amerika vor (PYATAKOVA 1928, SMITH und PETERSON 1950).

Der Befall der Erdflöhe mit Milben erwies sich als sehr gering. Von 9800 untersuchten Käfern waren insgesamt nur 22 parasitiert und zwar 1 *P. cruciferae* aus dem Rheintal, 4 *P. nemorum* aus Westungarn und 17 *P. armoraciae* aus Nordrhein-Westfalen. Die Trombidiiden aus Ungarn entwickelten sich als einzige zu Nymphen weiter, so daß nur an diesem Material eine Artbestimmung versucht werden konnte.

Die parasitischen Larven waren während des ganzen Beobachtungszeitraumes, d.h. von Juli bis Mitte Oktober, an den Erdflöhen zu finden. Sie sitzen unter den Elytren der Käfer und zwar meistens seitlich in den Intersegmentalhäuten von Thorax und Abdomen. Bei stärkerem Befall oder bei größeren Larven lassen sich die betroffenen Erdflöhe häufig schon an den abgespreizten Flügeldecken erkennen.

Der Einfluß der Milben auf die Vitalität ihrer Wirte wurde nicht eingehender untersucht, aber diese Parasiten sind auf jeden Fall ohne Bedeutung für die Populationsentwicklung der Käfer, da die Befallsraten immer extrem niedrig bleiben.

5.4. HYMENOPTERA

Parasiten aus der Ordnung der Hymenoptera befallen sowohl Imagines als auch Larven verschiedener Phyllotreta-Arten. In den Adulten kommen Entomophagen aus den Familien der Braconidae und Ichneumonidae vor, während bei den Larven darüber hinaus auch noch Vertreter der Eulophidae zu finden sind. Parasiten aus der Ordnung der Hymenoptera konnten aber nur bei den oberirdisch minierenden und nicht bei den bodenlebenden Larven festgestellt werden. Die folgenden Angaben gelten, falls nicht anders erwähnt, allein für die in Blättern fressende Art *P.nemorum*, während die Larven des Stengelminierers *P.armoraciae* wegen ihrer Seltenheit nur in geringer Anzahl berücksichtigt werden konnten. Insgesamt wurden folgende Hymenopteren-Arten in Erdflöhen der Gattung *Phyllotreta* gefunden:

	<u>Larvalparasiten</u>	<u>Imaginalparasiten</u>
Braconidae	<i>Diospilus morosus</i> Braconid II	<i>Microctonus bicolor</i> <i>Microctonus</i> Sp.Y <i>Microctonus</i> Sp.Z
Ichneumonidae	<i>Aneuclis brevicauda</i>	<i>Mesochorus minutus</i> (Hyperparasit)
Eulophidae	<i>Pnigalio soemius</i>	

5.4.1. LARVALPARASITEN

5.4.1.1. BRACONIDAE

A) *Diospilus morosus* Reinh.

Einer der beiden Parasiten aus der Familie der Braconidae, die ich in den minierenden Larven von *P.nemorum* feststellen konnte, ist die Art *Diospilus morosus* Reinh. (Tribus *Diospilini*). Die Vertreter der Gattung *Diospilus* befallen größtenteils minierende Käferlarven, die häufig aus den Familien

der Curculionidae oder Chrysomelidae stammen (JOURDHEUIL 1960a, SCHEIDING 1956, THOMPSON 1953). Diese Parasiten sind also auf den Lebensformtypus der minierenden Coleopteren-Larve spezialisiert. Die Art *Diospilus morosus* selbst soll nach den Angaben von JOURDHEUIL (1960a) in *P.nemorum* L., *Psylliodes chrysocephala* L. und *Ceuthorrhynchus assimilis* Payk. vorkommen.

Bezüglich der Individualentwicklung von *Diospilus morosus* ergibt sich nach meinen Beobachtungen folgender Verlauf: Die Parasiten-♀♀ legen ihre Eier sowohl in junge als auch in ältere Erdflöhlarven ab, ohne eines der 3 Stadien in besonders starkem Maße zu bevorzugen. Die Wirte werden in ihren Minen lokalisiert und durch das Pflanzengewebe hindurch belegt, wobei der Anstich nach meinen Beobachtungen in verschiedene Körperregionen der Larve erfolgen kann. Die frisch abgelegten Eier sind von langgestreckter, schmaler, etwas gebogener Gestalt und besitzen einen kurzen Fortsatz (Abb. 105). Intrauterin gemessen liegen ihre Größen im Mittel bei

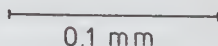
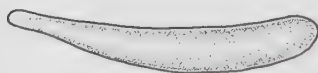


Abb.105 : Intrauterines Ei von *Diospilus morosus*.

$156,0 \pm 9,6 \mu \times 22,7 \pm 1,6 \mu$ (N=11). Die Eier nehmen während ihrer Entwicklung im Wirt schnell und in erheblichem Maße an Volumen zu. So erreichen sie nach der Blastodermbildung

Längen von 151-190 μ (ohne Appendix) und Breiten von 60-120 μ . Wenn sich der segmentierte Keimstreif entwickelt hat, betragen die Maße schon 194-260 μ x 130-190 μ . Im letzten Stadium, d.h. sobald der Embryo fertig ausgebildet ist, können Größen von bis zu 330 x 240 μ erreicht werden.

Da die ♀♀ von *Diospilus morosus* offensichtlich nicht in der Lage sind, bereits befallene Wirte zu erkennen, treten vielfach Mehrfachparasitierungen (Superparasitismus) auf. So wurden beispielsweise bis zu 13 Eier gleichzeitig in einem Wirt gefunden. Gelegentlich kann man auch mehrere junge Parasitenlarven gemeinsam in demselben Erdfloh antreffen, aber in der Regel, d.h. in 92% der Fälle war jeweils nur eine L_1 vorhanden. Dementsprechend kann der Prozentsatz der Superparasitierung an verschiedenen Fundorten mit gleicher Befallsquote sehr unterschiedlich sein, je nachdem welches Verhältnis zwischen Ei- und Larvenzahl vorliegt (Abb. 106). Die Ursache für das seltene gemeinsame Auftreten mehrerer L_1 in einem Wirt ist in dem Konkurrenzverhalten der Parasiten zu suchen. Zwar kann eine größere Anzahl Larven gleichzeitig aus den Eiern schlüpfen, aber nur jeweils eine überlebt bis zum nächsten Stadium. FISHER (1961) hat genauere Untersuchungen über die Mechanismen dieses Konkurrenzkampfes am Beispiel von Ichneumoniden durchgeführt. Seinen Ergebnissen zufolge findet das Ausschalten der überzähligen Parasiten im Stadium der L_1 dadurch statt, daß die Larven sich mit ihren stark ausgebildeten Mandibeln angreifen. Verletzte Tiere sterben aber nicht immer sofort ab, sondern können unter Umständen noch einige Zeit lang leben. Wenn die Parasiten das zweite Larvenstadium erreicht haben, besitzen sie keine Mandibeln mehr, die für einen Angriff auf Konkurrenten geeignet wären. Zu diesem Zeitpunkt tritt daher ein anderer Mechanismus in Kraft, und zwar handelt es sich um eine physiologische Suppression, die es der älteren Larve ermöglicht, jüngere Parasiten auszuschalten. Wie FISHER (1961) bei den von ihm untersuchten Ichneumoniden zeigen konnte, wird diese physiologische Unterdrückung weniger durch toxische Ausscheidungen oder bestimmte Stoffwechselprodukte bewirkt, auch nicht durch den Verbrauch

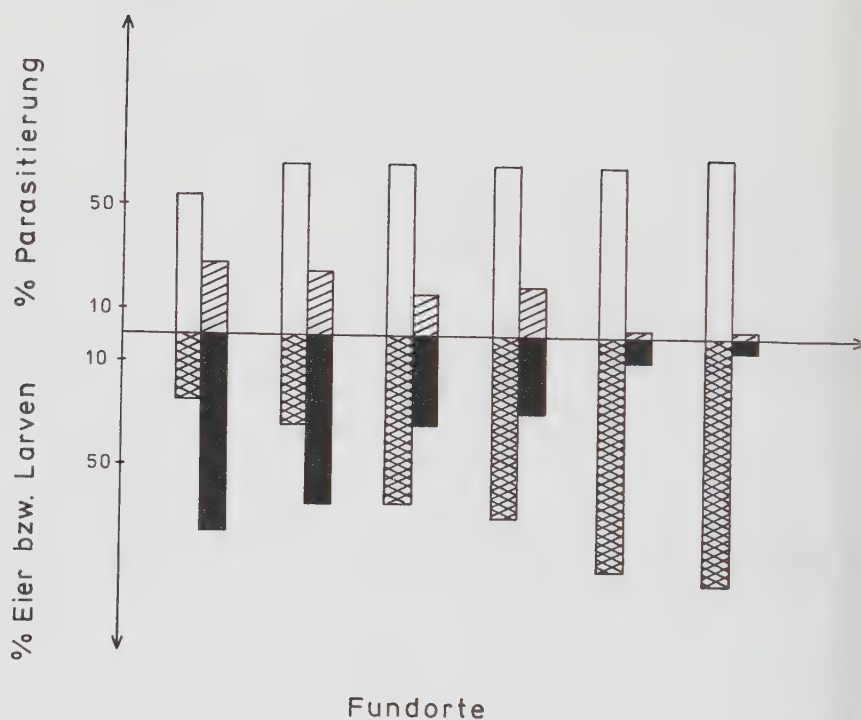


Abb. 106 : Häufigkeit von Superparasitierungen in Abhängigkeit vom Anteil der Ei- bzw. Larvenstadien in der Population.

essentieller Nährstoffe oder durch die Stimulation von Wirtszellen, die dann die jüngeren Larven vermehrt angreifen. Der entscheidende Faktor ist vielmehr das Sauerstoffangebot. Da ältere Stadien viel besser als Eier oder frischgeschlüpfte Larven in der Lage sind, einen geringen O_2 -Gehalt zu tolerieren, überstehen sie die Sauerstoffabnahme, die mit der Superparasitierung einhergeht, leichter als die jüngeren Konkurrenten, die abgetötet werden. Die Überlegenheit der älteren Larven ist biologisch sinnvoll, da auf diese Weise gesichert wird, daß die Entwicklung der Parasiten ohne Verschwendung der Nahrungsreserven des Wirtes und ohne zeitliche Verzögerung ablaufen kann. Im Fall von *Diospilus morosus* findet allerdings eine Konkurrenz zwischen älteren und jüngeren Larven seltener statt, da die Weiterentwicklung zur L_2 erst dann einsetzt, wenn die Wirte den Boden zur Verpuppung aufgesucht haben und somit von den Braconiden-♀♀ nicht mehr angegriffen werden können. Durch diese Verzögerung der Häutung wird also bewirkt, daß die Parasiten solange auf dem wehrhaften, mit Mandibeln versehenen Stadium der L_1 stehen bleiben wie die Wirtslarven noch belegt werden können. Die älteren Stadien sind auf Grund der vorliegenden Entwicklungsverhältnisse weitgehend vor der Konkurrenz jüngerer Parasiten geschützt. Ein Zusammentreffen ist aber nicht ganz ausgeschlossen, da Eier, die kurz vor dem Abwandern der Wirte deponiert werden, ihre L_1 z.T. erst dann entlassen, wenn der zuerst inkubierte Parasit sich schon zur L_2 gehäutet hat.

Die Entwicklung von *Diospilus* geht also nicht über das Stadium der L_1 hinaus, solange sich die Wirtslarve noch im Blatt aufhält. Erst wenn diese den Boden aufgesucht hat und meist erst dann, wenn sie mit der Verpuppung beginnt, setzt das weitere Wachstum der Entomophagen ein. JOURDHEUIL (1960a) ist der Ansicht, daß die Entwicklung der Larven vorher nicht fortgeführt werden kann, weil die Parasiten sich von Blutbestandteilen ernähren, die erst dann häufiger werden, wenn die Histolyse in den Wirten einsetzt. Die Morphologie der L_1 von *Diospilus morosus* ist in den Abb. 107-109 dargestellt.



Abb. 107 : L₁ von *Diospilus morosus*.

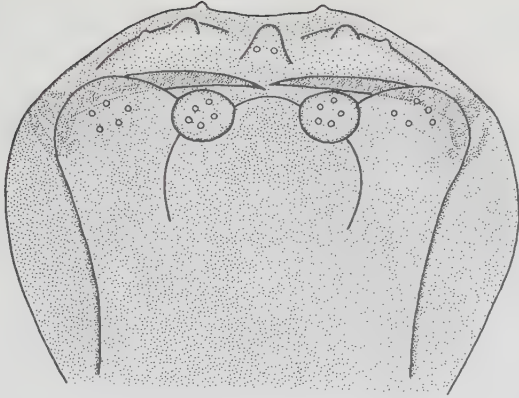


Abb. 108 : Kopf einer L_1 von *Diospilus morosus*
(von ventral)

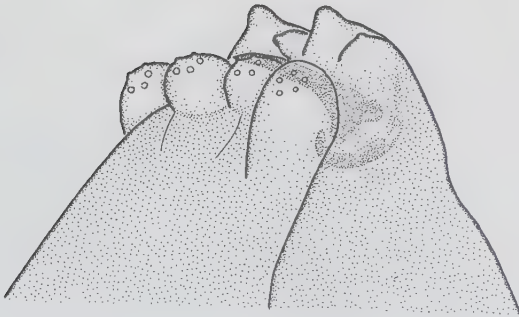


Abb. 109 : Kopf einer L_1 von *Diospilus morosus*
(schräg von der Seite)

Die Körperlängen des ersten Stadiums liegen zwischen 435 μ (frischgeschlüpft) und 1300 μ . Weitere charakteristische Maße sind in Tabelle 22 zusammengefaßt.

Tabelle 22 : Maße einiger Kopfstrukturen der L_1 von *Diospilus morosus*

	Maße	Anzahl Individuen
Mandibellänge	69,5 μ	N=50
Antennenhöhe	9,2 μ	N=22
Antennenbreite	11,2 μ	N=22
Antennenabstand (innen)	38,2 μ	N=38
Mandibelbasisabstand (innen)	93,5 μ	N=39

Die *Diospilus*-Larven besitzen eine charakteristische Schwanzblase, die allerdings bei frischgeschlüpften Parasiten zunächst nur angedeutet vorhanden ist, aber dann im Verlauf des ersten Stadiums beträchtlich an Größe zunimmt. Während der späteren Entwicklung bleibt ihr Volumen vergleichsweise hinter dem Wachstum der Larve zurück, und sie verschwindet im letzten Stadium schließlich ganz (Abb. 110 - 113). Schwanzblasen treten auch bei anderen Braconiden auf. THORPE (1932) konnte im Fall von *Apanteles* nachweisen, daß diese Ausstülpungen zur Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche dienen und maximal bis zu 1/3 des Sauerstoffbedarfs decken können. Das zweite Larvenstadium, das nach kurzer Entwicklungszeit in den Vorpuppen der Wirte zu finden ist, ähnelt in der äußeren Körperform noch stark der L_1 . Die Parasiten dieser Altersstufe sind, zumindest anfänglich, von relativ schlanker Gestalt und besitzen eine gut ausgebildete Schwanzblase. Sie unterscheiden sich aber von dem ersten Stadium durch ihre Körperlänge (1218-1914 μ) und vor allem durch das Fehlen von Mandibeln und Kopfskelett (Abb. 114-115).

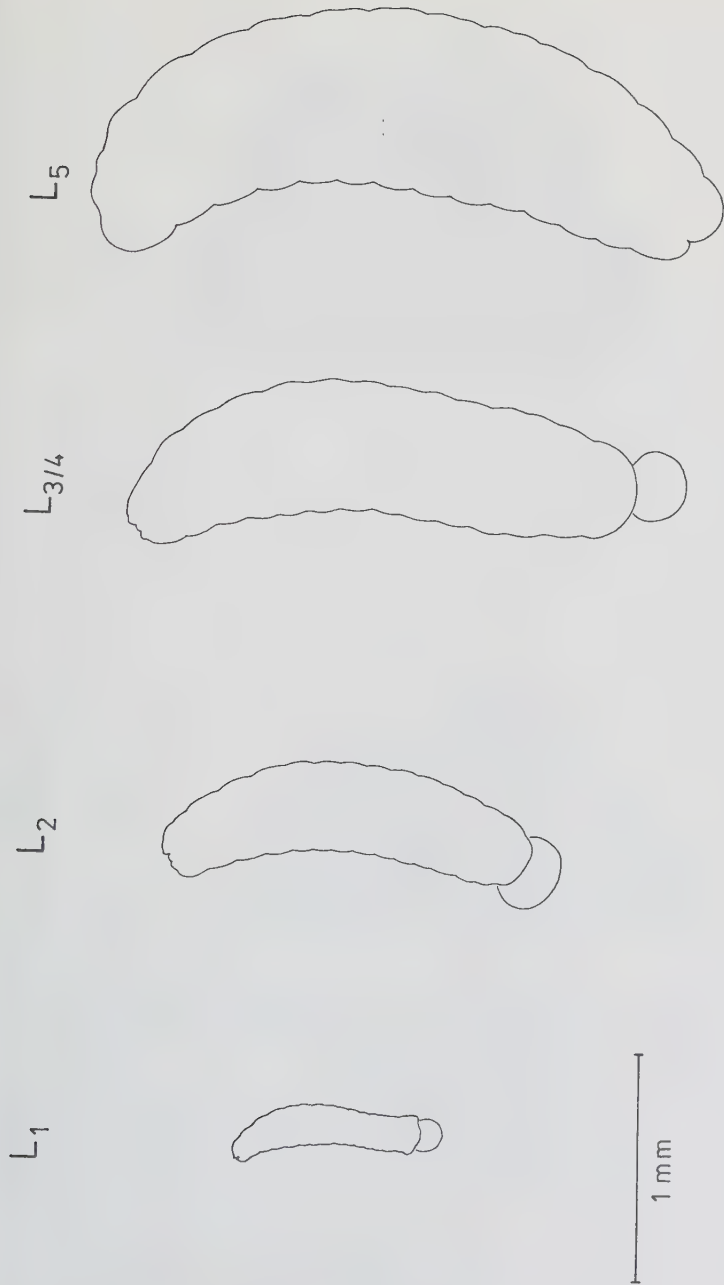


Abb. 110 - 113 : Größen verschiedener Larvenstadien von *Diospilus morosus*.

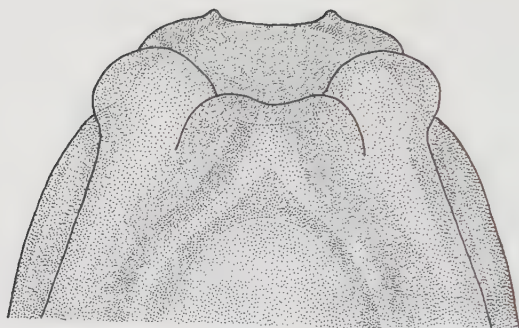
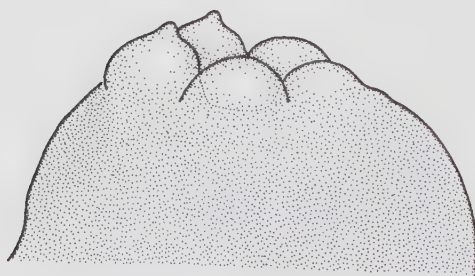


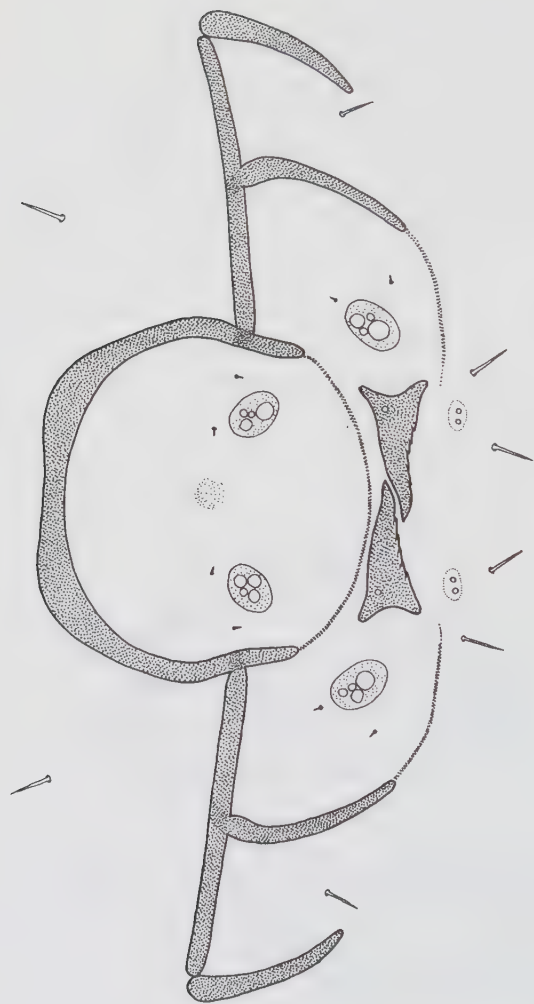
Abb. 114 : Kopf einer L_2 von *Diospilus morosus*
(Ventralansicht).



0,1 mm

Abb. 115 : Kopf einer L_2 von *Diospilus morosus*
(Seitenansicht).

Im Gegensatz zu den älteren Larven besitzt die L_2 noch kein Tracheensystem. Ihre Körperoberfläche ist glatt und trägt weder Borsten noch Mikrostacheln. Während das letzte Larvenstadium, das den Wirt schließlich verläßt, wieder an charakteristischen morphologischen Merkmalen zu erkennen ist, läßt sich bei den intermediären Formen, die auf die L_2 folgen, keine sichere und eindeutige Abgrenzung der Stadien vornehmen. Man kann aber anhand der Körpergrößen und der Ausdehnung des Tracheensystems zwei, allerdings ineinander übergehende Wachstumsphasen unterscheiden. Auf der ersten Entwicklungsstufe besitzen die Larven nur wenige vereinzelte Tracheenäste und ihre Körpergrößen liegen zwischen 1790 - 2550 μ . Bei den älteren Parasiten, die Längen von 1940 - 3280 μ erreichen, ist das Tracheensystem dann gut ausgebildet und stellt ein reich verzweigtes Netz dar. Die Larven beider Altersstufen besitzen häutige, wenig ausgeprägte Mandibeln. Die Körperoberfläche trägt, im Gegensatz zu dem letzten Stadium, noch keine Borsten. Möglicherweise handelt es sich bei den beiden oben erwähnten Entwicklungsphasen tatsächlich um zwei verschiedene Stadien, da von einigen Autoren für andere Bracniden ebenfalls 5 Larvenstadien festgestellt wurden oder zumindest als wahrscheinlich angenommen werden (JOURDHEUIL 1960a, LOAN und HOLDAWAY 1961, SMITH 1952). Die älteste Larve, es wäre demnach die L_5 , die den Wirt schließlich verläßt, um sich außerhalb zu verpuppen, kann von den vorherigen Stadien dann wiederum sehr gut auf Grund ihrer charakteristischen Strukturen unterschieden werden. Sie besitzt ein typisches Kopfskelett, das sich aus mehreren z.T. stärker sklerotisierten Strukturen zusammensetzt (Abb. 116). Die Kutikula im Kopf-, Thorax und Abdomenbereich trägt im Gegensatz zu den vorherigen Stadien jetzt an verschiedenen Stellen Borsten und Mikrostacheln (Abb. 117-118). Die Körperlängen der L_5 , nach Verlassen des Wirtes liegen zwischen 2,4 und 3,2 mm. Die beträchtliche Größenzunahme und Veränderung der Gestalt, die die Parasiten im Laufe ihres Wachstums erfahren, werden anhand der Abb. 110-113 deutlich.



0,1 mm

Abb. 116 : Kopfskelett einer L_5 von *Diospilus morosus*.



Abb. 117 : L_5 von *Diospilus morosus*.
 Zur Anordnung der Borsten und Mikrostacheln
 s. Abb. 118.



1 mm

Abb. 118 : L₅ von *Diospilus morosus*; Anordnung der Borsten und Mikrosetae auf der Oberfläche.

Während *Diospilus morosus* je nach dem Alter der Wirte bei der Eiablage z.T. sehr lange Zeit im ersten Stadium verbringt, verläuft die Weiterentwicklung von der L_1 bis zur L_5 dann extrem schnell. Da in den Präpuppen von *P.nemorum* teilweise noch Larven des ersten Stadiums zu finden sind, kann man annehmen, daß der Verpuppungsbeginn der Wirte das Signal für die Weiterentwicklung des Parasiten setzt. Bei Zimmertemperatur (ungefähr 21°) erscheinen die erwachsenen *Diospilus*-Larven im Mittel 3 Tage ($N=11$) nachdem die Käfer ihre Präpuppen gebildet haben. Die Wirte werden also vorzeitig abgetötet und erreichen das Puppenstadium nicht mehr. Die Kokonbildung erfolgt dann in der Erdkammer, die die Käferlarve zuvor ausgegraben hatte. Dementsprechend sind diese Parasiten, im Gegensatz etwa zu anderen Braconiden-Arten, die den Boden selbst aufsuchen müssen, sehr träge und entfernen sich kaum von den Überresten der Käferlarve. Dies gilt auch dann, wenn es ihnen, wie z.B. auf Filterpapier, nicht gelingt, sich an dieser Stelle zu verpuppen. Die Größe des gelblichen Kokon von *Diospilus morosus* liegt in der Regel zwischen $2,4 - 3,1 \text{ mm} \times 1,4 - 1,6 \text{ mm}$. Die Zeitdauer vom Verspinnen der Larven bis zum Schlüpfen der Imagines beträgt bei Zimmertemperatur (ungefähr 21°C) etwa 11 Tage. Beim Vergleich der Schlüpfdaten von $\sigma\sigma$ und $\varphi\varphi$ ergab sich für die ersteren im Juli bei Außentemperatur eine Dauer von im Mittel 22,6 Tagen ($N=23$) zwischen dem Zeitpunkt, an dem die Wirtslarven gesammelt wurden und dem Erscheinen der *Diospilus*-Imagines. Bei den $\varphi\varphi$ lag der Mittelwert für dieselbe Probe dagegen bei 24,1 Tagen ($N=28$) (Abb. 119). Dieser Unterschied war allerdings gerade nicht mehr signifikant.

Das Zahlenverhältnis zwischen den $\sigma\sigma$ und $\varphi\varphi$, die aus feldgesammelten *P.nemorum*-Larven stammten, betrug 1:1,24 (41 $\sigma\sigma$, 51 $\varphi\varphi$).

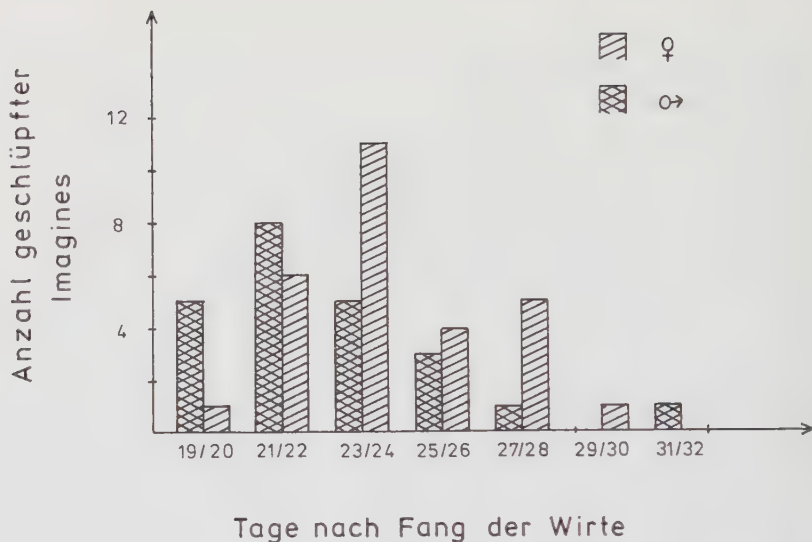


Abb. 119 : Schlüpfverlauf bei den Imagines von *Diospilus morosus*. Die Wirte (Larven von *P. nemorum*) wurden am 8.7. gesammelt und anschließend bei natürlichen Temperaturbedingungen gehalten.

Die Kopulation kann bei *Diospilus morosus* schon kurz nach dem Schlüpfen stattfinden, aber sie ist nicht auf diesen Zeitraum beschränkt, da sich auch 6 Tage alte ♀♀ noch paaren. Während die ♀♀ wohl nur einmal begattet werden, kopulieren die ♂♂ mehrfach und z.T. auch sehr kurz hintereinander (2 Minuten). Der eigentlichen Paarung geht zunächst die Balz voraus, bei der das ♂ der Partnerin unter rhythmischem Rucken der hochgestellten Flügel folgt. Ist das ♀ zur Kopulation bereit, so bleibt es nach einiger Zeit stehen, woraufhin sich das ♂ unter fortgesetzten Flügelbewegungen langsam von hinten nähert. Es betrillert das ♀ leicht mit den Fühlern und beginnt vorsichtig und in Intervallen aufzusteigen, wobei es ab und zu mit den Flügeln ruckt und das ♀ mit den Antennen berührt.

Meistens hält sich das ♂ schließlich mit allen Beinpaaren an der Partnerin fest. Manchmal stützt es auch die hinteren Extremitäten auf dem Boden ab. Dann biegt es sein Abdomen von seitlich hinten gegen die Genitalöffnung des ♀ und vollzieht die Begattung. Bei der Kopulation bleiben die Flügel des ♂ weiterhin hochgestellt, aber sie werden jetzt, ebenso wie die Fühler, in der Regel nicht mehr bewegt. Auch die ♀♀ bleiben gewöhnlich für die Dauer der Kopulation, die im Mittel $50,2 \pm 9,5$ sec. beträgt (N=5), regungslos sitzen. Falls die ♀♀ überhaupt zur Paarung bereit waren, was unter den Versuchsbedingungen nur in der Hälfte der Fälle zutraf, fand die Begattung meist schon kurz nach dem Zusammengeben der Partner, nämlich im Mittel nach 1 1/2 Minuten statt. Die Eiproduktion der ♀♀ beginnt vor der Kopulation, also unabhängig davon, ob eine Paarung zustandegekommen ist oder nicht. Bei Sektionen, die bald nach dem Schlüpfen durchgeführt wurden, waren in den untersuchten Parasiten im Mittel 162 mehr oder minder weit entwickelte Eier zu finden, wobei die Extremwerte bei 136 und 214 lagen (N=6♀♀). Diese Anzahl verteilt sich auf 19 - 24 (im Mittel 21) Ovariolen pro Ovar (N=9♀♀).

Die Lebensdauer der Parasiten ist im Labor sehr kurz. Für die ♀♀ betrug sie bei 20° im Mittel nur 5 Tage (N=29), während die ♂ nicht mehr als 4 Tage lebten (N=22). Allerdings ist nicht auszuschließen, daß unter natürlichen Bedingungen eventuell doch ein etwas höheres Alter erreicht werden könnte.

Bezüglich der Phänologie und des Entwicklungszyklus von *Diospilus morosus* im Freiland ergaben die Untersuchungen im südlichen Rheintal und der Westschweiz folgendes Bild:

Die Imagines der ersten Generation beginnen wohl schon Mitte Mai zu schlüpfen und sich fortzupflanzen, denn gegen Ende dieses Monats sind bereits regelmäßig *Diospilus*-Larven in den Wirten vorhanden. Da die Erdflöhe als Imagines überwintern, können ihre Larven also nur im Frühjahr von den Braconiden parasitiert worden sein. Die nächste Generation der Hymenopteren beginnt dann in der zweiten Junihälfte zu schlüpfen. Im

weiteren Verlauf verwischen sich die Grenzen zwischen dem Erscheinen der folgenden Generationen. Wann immer ich während des Sommers Larven von *P.nemorum* untersucht habe, konnte ich Parasiten feststellen. Obwohl der Wirt univoltin ist, können sich wegen der raschen Entwicklung der Braconiden und der langen Eiablageperiode der Käfer also mehrere Generationen von *Diospilus* entwickeln. Da die letzten Larven von *P.nemorum* in der ersten Augusthälfte zu finden sind, werden die letzten Parasiten aus diesem Wirt also spätestens Anfang bis Mitte September schlüpfen. Ähnliches gilt auch für die Population auf *Ceuthorrhynchus assimilis* Payk. (Curculionidae), wie JOURDHEUIL (1960a) feststellte. In diesen beiden Wirten können also, entsprechend der Entwicklungsdauer von *Diospilus morosus*, von Mai bis September 4 Generationen auftreten. Die Fortpflanzungsbedingungen für die Parasiten variieren aber stark im Laufe der Saison. Während die ersten Imagines der Frühjahrsgeneration, die zahlenmäßig noch gering ist, relativ wenige Wirte antreffen, nimmt die Häufigkeit der Käferlarven dann sehr schnell zu, so daß spätgeschlüpften Imagines der ersten Generation bzw. denjenigen der zweiten Generation ein sehr großes Angebot an Wirten zur Verfügung steht. Die Zahl der Käferlarven geht dann allmählich wieder zurück, so daß die *Diospilus*-♀♀, die im August erscheinen, in der Regel nur noch wenige Wirtslarven von *P.nemorum* und *C.assimilis* vorfinden. Eventuell könnten sie zu diesem Zeitpunkt, aber auch schon ab Mai, den Erdfloh *P.armoraciae* befallen, dessen Larven, wenn auch in geringer Zahl, bis in den September hinein vorkommen. Bei Sektionen der Jugendstadien dieser Käfer konnte ich in einigen Fällen Junglarven einer *Diospilus*-Art feststellen. Da es mir auf Grund des wenigen Materials aber nicht gelang, Imagines zu züchten, muß offen bleiben, ob es sich um *D.morosus* handelte. In der Literatur liegen, soweit mir bekannt, keine Angaben über einen Befall von *P.armoraciae* durch Vertreter dieser Gattung vor. Auch wenn es sich bei dem Parasiten um *D.morosus* handeln sollte, kommt der Erdflohart als Ausweichwirt wohl weniger Bedeutung zu, da sie auf Meerrettich beschränkt und mehr lokal ver-

breitet ist, während *Ceuthorrhynchus assimilis* und *P.nemorum* auch auf anderen Kruziferen leben und damit nicht unbedingt in demselben Biotop anzutreffen sind. Da die Parasiten also in der Regel im August kaum noch genügend Wirte finden, und somit auch starke Superparasitierung auftritt, ist die 4. Generation, die im August/September schlüpft, zahlenmäßig schon stark reduziert. Zu diesem Zeitpunkt sind keine Larven der bisherigen Wirte *C.assimilis* und *P.nemorum* mehr vorhanden, und da die Imagines nur sehr kurz leben und nicht überwintern, müssen sie also von jetzt ab andere Käferarten befallen. Den Beobachtungen von JOURDHEUIL (1960a) zufolge kommt als Wechselwirt *Psylliodes chrysocephala* L. (Halticinae) in Frage, dessen erste Junglarven gerade noch von den letzten Imagines der Brackwespe parasitiert werden können. Da die Wirte aber zu diesem frühen Zeitpunkt noch sehr selten sind und nur wenige spät geschlüpfte *Diospilus*-♀♀ überhaupt Gelegenheit zur Fortpflanzung haben, wird die Braconiden-Population zahlenmäßig stark reduziert. Die Parasiten dieser letzten Generation überwintern als L_1 in den *Psylliodes*-Larven und setzen ihre Entwicklung im Frühjahr fort, sobald die Wirte mit der Verpuppung beginnen. In meinem Hauptuntersuchungsgebiet, also dem südlichen Rheintal und der Westschweiz, fand ich *Psylliodes chrysocephala* vor allem in Rapsfeldern, während *Phyllotreta nemorum* hauptsächlich in Ruderalbiotopen auf Senf und Rettich vorkam. Hier müßte also in vielen Fällen gleichzeitig mit dem Wirtswechsel auch ein Biotopwechsel stattfinden. Dabei sind die Parasiten unter Umständen gezwungen, weite Strecken zurückzulegen, denn auch im Fall von Ruderalbiotopen, an denen *Diospilus morosus* mehrere Jahre hintereinander relativ häufig war, fand ich meistens weder an den Fundorten selbst, noch in der näheren Umgebung größere Populationen von *Psylliodes chrysocephala*. Andere an Kruziferen minierende Insekten wie die Dipteren *Liriomyza* sp., *Phytomyza* sp. und *Scaptomyza* sp. waren dagegen oft stark vertreten. Bei Sektionen konnte ich aber keine Parasiten feststellen und auch in der Literatur werden Fliegen nie als Wirte von *Diospilus* erwähnt. Verschiedene andere, seltener vorkommende minierende und freilebende Larven aus den Gruppen der Lepidoptera und Coleoptera waren ebenfalls nicht befallen. Wenn *Psylliodes* wirk-

lich der einzige Wechselwirt sein sollte, muß der Parasit also wohl in vielen Fällen größere Entfernungen zurücklegen, ehe er auf eine geeignete Wirtspopulation stößt. Tatsächlich zeigt *Diospilus morosus*, etwa im Vergleich mit anderen Larvalparasiten von *Phyllotreta nemorum*, ein recht gutes Dispersionsvermögen und ist relativ schnell in der Lage, neu entstandene Fundorte und Wirtspopulationen zu finden.

Da die Braconiden-Population, wegen der ungenügenden Synchronisation, beim Wechsel zum Winterwirt starke Verluste erleidet, sind die Parasitierungsraten auf dem Sommerwirt *P. nemorum* zu Beginn der Saison häufig sehr niedrig. Von Ende Mai bis Ende Juni lag die Befallsstärke an den 44 von mir untersuchten Fundorten in der Regel niedriger als 40% und erreichte nur in 9% der Fälle 40-60%. Im weiteren Verlauf der Saison nehmen die Parasitierungsraten meist zu, so daß der Befall im Juli und August in mehr als der Hälfte der Käferpopulationen (57%) über 40% betrug (Abb. 120). Maximal wurden bis zu 90% erreicht. Diese starke Zunahme der Befallsprozente gegen das Ende der Saison hin ist aber nicht nur auf einen Anstieg der Parasitenzahl zurückzuführen, sondern vor allem auf den erheblichen Rückgang der Wirtspopulation, was zu einer Konzentration der Entomophagen führt. Abb. 121 und 122 zeigen an 2 Beispielen den Verlauf der Wirts- und Parasitenhäufigkeiten an einem Fundort während der Sommermonate.

Diospilus morosus ist der häufigste Larvalparasit von *P. nemorum*, der an 40 der 44 untersuchten Fundorte im Rheintal, dem Elsaß und der Schweiz vorkam. Er trat nicht nur an Stellen auf, die schon längere Zeit existierten und größere Käferpopulationen aufwiesen, sondern auch an Fundorten, die neueren Entstehungsdatums waren. Diese gute Dispersionsfähigkeit ist für den Braconiden von großer Bedeutung, da die Unbeständigkeit der Ruderalbiotope, in denen die Larven von *P. nemorum* vor allem zu finden sind, ein Hindernis für eine kontinuierliche, sich über Jahre erstreckende Entwicklung der Parasitenpopulation darstellt. In diesen Habitaten erfolgt nämlich eine Pflanzensukzession, die nur während relativ kurzer Zeit optimale Bedingungen für die Erdflöhe bietet. Wenn z.B. an einer Stelle durch Hausbau, Straßenarbeiten oder Aufgabe eines Feldes ein unbepflanzter Bereich mit

relativ gutem Boden entsteht, so siedelt sich als eine der Pionier-Arten die Kruzifere *Sinapis arvensis* an. Zunächst sind es nur wenige Pflanzen, so daß offene lockere Bestände entstehen, wie sie von den Erdflöhen bevorzugt werden (s.S. 63). Die Käfer wandern allmählich zu, aber während die Population noch anzusteigen beginnt, setzt im Biotop schon wieder eine gegenläufige Entwicklung ein, die eine Qualitätsabnahme des Habitats für die Erdflöhe mit sich bringt. Nach und nach siedeln sich nämlich immer mehr Pflanzenarten an, so daß der Senf nach einiger Zeit in einem dichten Bestand wächst und schließlich von anderen Pflanzen ganz verdrängt wird. Dementsprechend beginnen die Käfer wieder fortzuwandern, und ihre Population nimmt ab. Solche Ruderalbiotope sind in der Regel nur etwa 2 Jahre lang optimal für die Entwicklung der Erdflöhe und der Parasiten. Dieser ständige Habitatswechsel bringt natürlich besondere Probleme für den Entomophagen mit sich, da *Diospilus* als Larvenparasit nicht von den Käfern mitverschleppt wird, sondern selbst zu den neuen Stellen gelangen muß. Diese Schwierigkeit, den Wirten unmittelbar auf ihren Wanderungen zu folgen, zeigt sich auch an den Parasitierungsraten, die *Diospilus* an verschieden alten Fundorten erreicht.

Tabelle 23 : Parasitierung von *P.nemorum* durch *Diospilus morosus* an verschieden alten Fundorten in der zweiten Junihälfte

Parasitierungsrate in %	Fundorte	
	neu	älter
0 - 10	70%	19,2%
10	30%	80,8%
Anzahl Fundorte	10	26

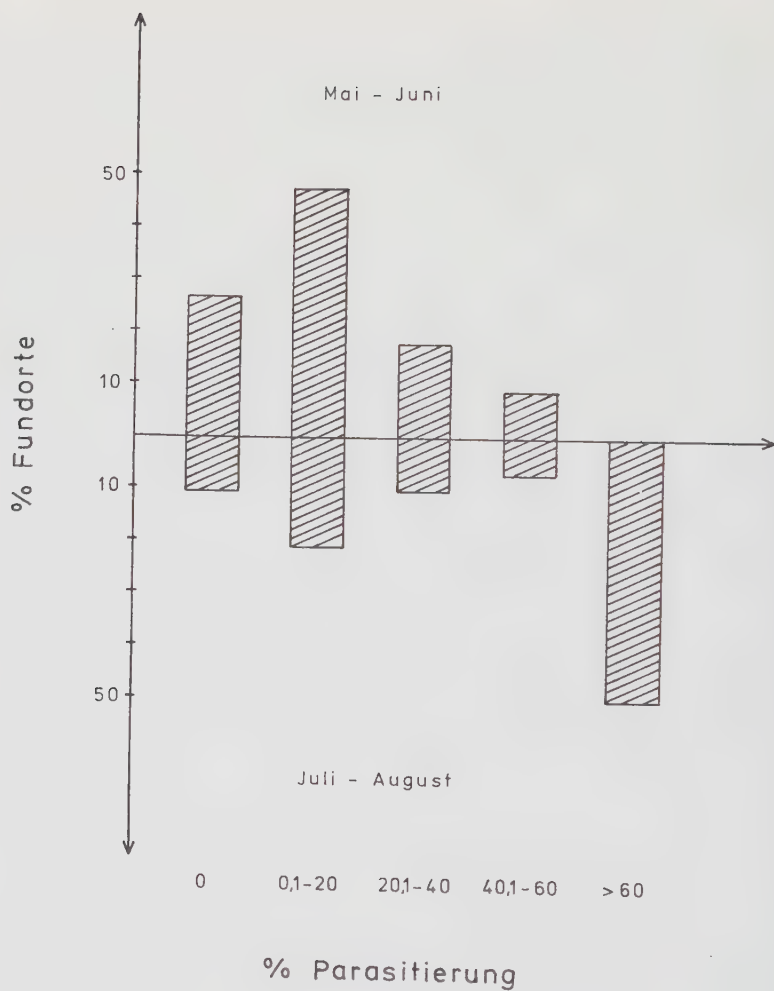


Abb. 120 : Parasitierungsraten von *Diopilus morosus* zu verschiedenen Jahreszeiten.

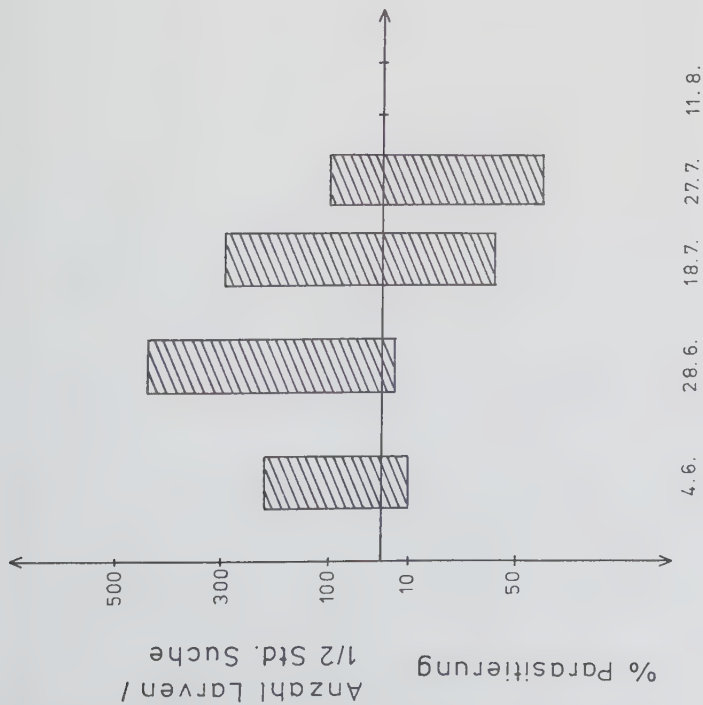


Abb. 121

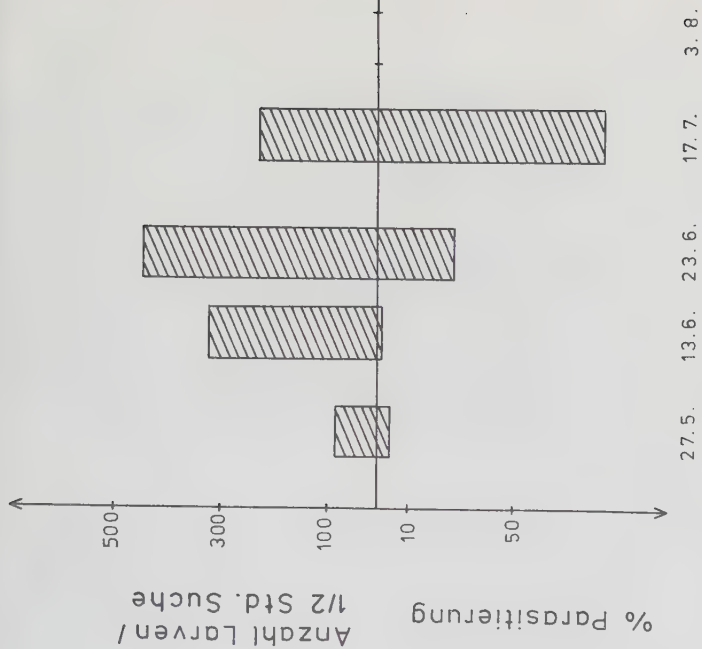


Abb. 122

Abb. 121 und 122 : Parasitierungsraten von *Diospilus morosus* und Populationsentwicklung des Wirtes *Phyllotreta nemorum* im Verlauf des Sommers 1977 (Abb.121) und 1975 (Abb.122).

Dieses Wanderverhalten der Käfer ist also, neben der Notwendigkeit, einen Wechselwirt zu finden, ein weiterer Faktor, der die Effektivität des Parasiten einschränkt. Eine geringere Bedeutung kommt der Tatsache zu, daß ein Teil der Eier des Entomophagen abgekapselt wird. Im Gegensatz zu den später noch zu erwähnenden anderen Larvalparasiten werden bei *Diospilus* nämlich nur 2% der Eier durch diese physiologische Abwehrreaktion der Wirte ausgeschaltet. Die Kapsel ist ähnlich gebaut wie diejenige, die adulte Käfer um die Eier der Braconiden *Microctonus* spp. bilden (s. Abb. 172). Sie besteht aus einem inneren dunkleren, melanisierten Bereich und einer äußeren hyalinen Schicht, die Dicken von 43 - 117 μ erreichen kann.

Bezüglich der Bedeutung von *Diospilus morosus* für die Populationsentwicklung des Erdflöhs *P. nemorum*, lassen sich folgende Feststellungen treffen: Im Fall dieses Entomophagen geben die Parasitierungsquoten gute Anhaltspunkte für die Wirksamkeit der Brackwespe, da die Wirte im Vorpuppenstadium getötet werden und damit die Befallsraten den Mortalitätsraten entsprechen. Die weite Verbreitung von *Diospilus morosus*, die wegen der Wanderungen der Käfer ein gutes Dispersionsvermögen voraussetzt und die bedeutenden Parasitierungsraten während des Sommers (bis zu 90%), scheinen zunächst eine gute Effektivität des Entomophagen anzudeuten. Diese hohen Werte treten aber erst gegen das Ende der Saison hin auf, wenn die Zahl der Wirte erheblich abgenommen hat, so daß nur der letztgeschlüpfte Anteil der Larvenpopulation stark betroffen ist. Die Ursache für die geringe Häufigkeit der Parasiten im Frühjahr liegt vor allem in den Verlusten begründet, die im Spätsommer beim Wechsel zum Winterwirt auftreten (s. S. 191). Deshalb bleiben die Entomophagen zu Beginn der Saison zahlenmäßig hinter der Entwicklung der Wirte zurück und können zur Zeit des Massenauftretens der Käferlarven noch keinen sehr hohen Prozentsatz der Population parasitieren. Sie erreichen erst dann höhere Zahlen, wenn die Wirtsdichte schon wieder stark abnimmt. Ein weiterer Faktor, der die Wirksamkeit von *Diospilus morosus* einschränkt, ist die Instabilität der Ruderalbiotope, die ein Hindernis für den kontinuierlichen

Aufbau einer Parasitenpopulation über Jahre hinweg darstellt (s.S.193). Da die Käfer ständig alte, ungeeignet gewordene Habitats verlassen und neue Stellen besiedeln, stehen die Entomophagen, die als Larvalparasiten nicht mit verschleppt werden, vor der Schwierigkeit, die Wirte wiederzufinden. Dies gelingt in vielen Fällen wohl nur einigen Individuen, durch die dann eine ganz neue Population aufgebaut werden muß. Auf Grund dieser Faktoren wird also die Effektivität des Entomophagen eingeschränkt, so daß seine Wirkung als Kontrollfaktor für die Larvenpopulationen von *P.nemorum* zwar nicht unbedeutend, aber in der Regel auch nicht optimal ist.

B) Braconide II

In den Larven von *P. nemorum* kommt, abgesehen von *Diospilus morosus*, noch ein weiterer Parasit aus der Familie der Braconidae vor. Seine Identität konnte aber leider nicht aufgeklärt werden, da es mir nicht gelang, adulte Tiere oder Altlarven zu züchten. In der Literatur liegt bislang noch kein Nachweis über einen Entomophagen dieses Typs aus *Phyllotreta* vor.

Die Eier der Braconide II unterscheiden sich von denjenigen der Brackwespe *Diospilus morosus* durch ihre langgestreckte, ovale Form und das Fehlen eines Appendix. Die Junglarven der beiden Arten sind schon bei schwacher Vergrößerung an ihrer Körpergestalt zu erkennen, da die Braconide II wesentlich gedrungener ist und statt einer Schwanzblase einen charakteristischen Hakenkranz besitzt (Abb. 123-125). Die Larven des ersten Stadiums nehmen im Laufe ihrer Entwicklung beträchtlich an Volumen zu, bis sie schließlich eine stark aufgequollene Gestalt besitzen (Abb. 126). Ihre Größen liegen zwischen 318 und 770 μ .

Ähnlich wie *Diospilus morosus* häutet sich auch dieser Entomophage nicht, solange der Wirt noch im Blatt miniert. Erst wenn die Käferlarve den Boden aufgesucht hat, um sich zu verpuppen, setzt die Weiterentwicklung des Parasiten ein, die schließlich zum Tod des befallenen Tieres führt.

Braconide II ist relativ selten in den Erdflohlarven zu finden. Zwar kommen diese Hymenopteren sowohl im südlichen Rheinland und im Elsaß als auch in der Westschweiz vor, aber sie waren nur an 5 der 44 untersuchten Fundorte vorhanden. Die Parasitierungsraten lagen meist unter 5% und nur in einem Fall wurde ein Wert von 12% erreicht. Bei den Fundorten, an denen Braconide II auftrat, handelte es sich immer um Stellen, die schon längere Zeit bestanden hatten. Dieser Parasit ist also offensichtlich viel weniger beweglich als *D. morosus* und er scheint kaum in der Lage zu sein, Käferpopulationen bald nach ihrem Erscheinen in neu entstandenen Biotopen zu finden.

Braconide II kommt von Ende Mai bis Ende Juli in den Larven

von *P.nemorum* vor, also ungefähr zu der Zeit in der die Jugendstadien der Wirte in größerer Zahl vorhanden sind. Im Gegensatz zu *Diospilus* steigt aber hier die Parasitierungsrate nicht an, wenn die Wirte gegen das Ende der Fortpflanzungszeit seltener werden, vielmehr nimmt der Befall schon in der letzten Junihälfte ab (Abb. 127, 128). Entweder tritt also im Spätsommer keine weitere Generation des Entomophagen mehr auf, oder aber er parasitiert zu diesem Zeitpunkt bevorzugt andere Insekten. *P.nemorum* wäre in diesem Fall nur einer von mehreren Wirten, den die Brackwespe dann befällt, wenn er häufig anzutreffen ist. Für diese Annahme spricht auch die Beobachtung, daß der Parasit offensichtlich in physiologischer Hinsicht noch nicht optimal an den Wirt angepaßt ist. Während nämlich im Fall von *Diospilus morosus* nur 2% der Nachkommen abgekapselt werden, liegt diese Zahl für Braconide II bei 30 %, was einen beträchtlichen Verlust für die Population des Parasiten bedeutet. Um eventuell noch andere Wirte dieser Brackwespe zu finden, wurden Larven verschiedener Insektenarten, die frei oder minierend auf Kruziferen leben, untersucht. Es handelte sich um *Psylliodes spec.*, *Ceuthorrhynchus spec.*, *Athalia colibri* Chr., verschiedene Raupen sowie Fliegen- und Käferlarven. Die gesuchte Hymenopteren-Art konnte jedoch in keinem dieser Insekten nachgewiesen werden.

Bei Braconide II handelt es sich also um einen Parasiten, der relativ selten in *P.nemorum* auftritt und der diese Käferart wohl nur als Nebenwirt benutzt. Ihm kommt somit kaum eine Bedeutung für die Populationkontrolle bei den minierenden Larven von *P.nemorum* zu.



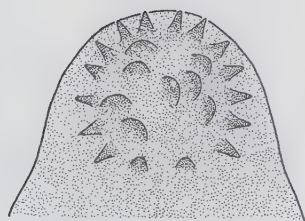
0,2 mm

Abb. 123 : L₁ von Braconide II.



0,08 mm

Abb. 124: Kopf einer L_1 von Braconide II
(Ventralansicht).



0,03 mm

Abb. 125 : Abdomenende einer L_1 von Braconide II.



0,3 mm

Abb. 126 : Ältere L₁ von Braconide II.

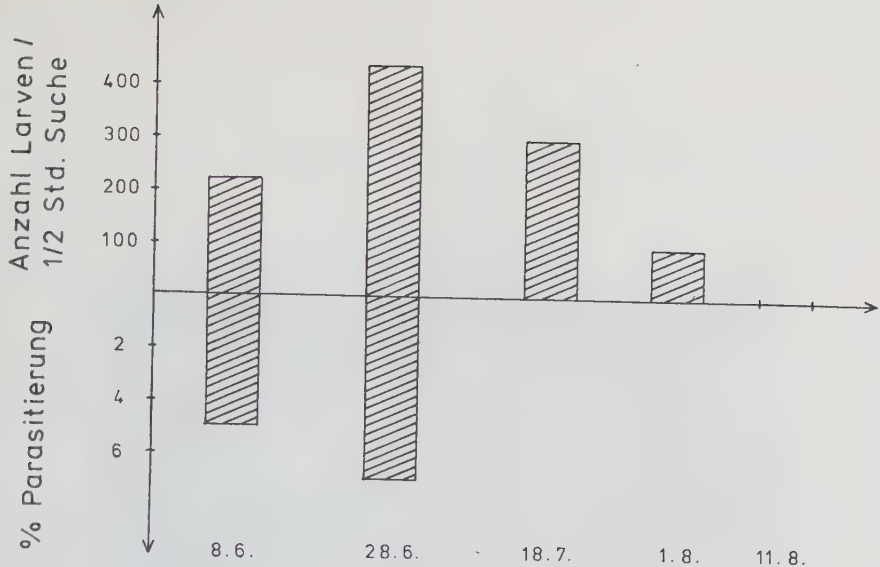


Abb. 127

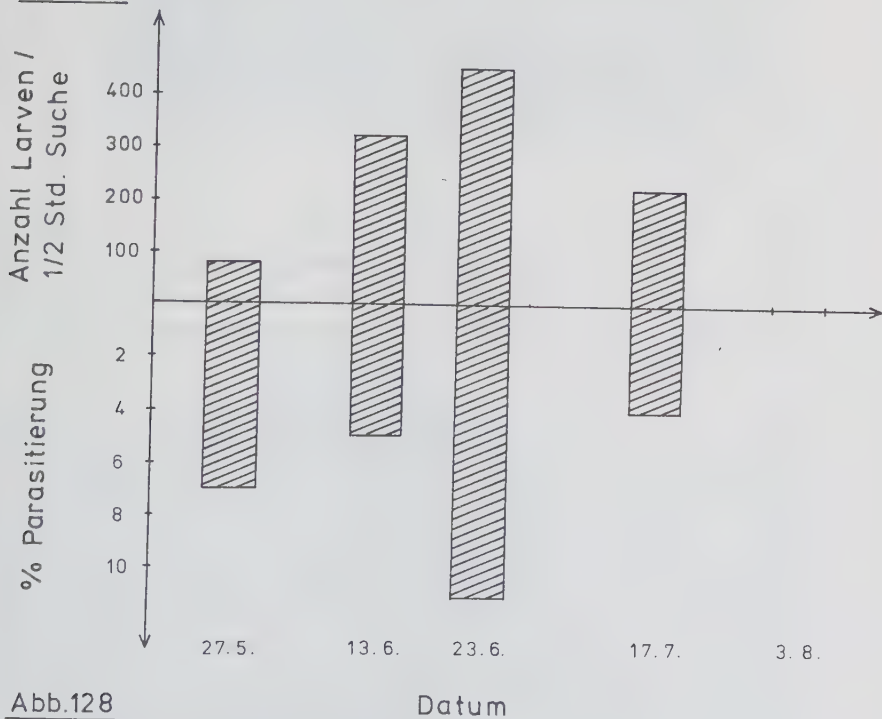


Abb. 128

Datum

Abb. 127 und 128 : Änderung der Parasitierung von *Phyllotreta nemorum* Larven durch Braconide II im Verlauf des Sommers 1975 (oben) und 1977 (unten).

5.4.1.2. ICHNEUMONIDAE

Aneuclis brevicauda Thomson

Der dritte Endoparasit, der in den Larven von *P.nemorum* vorkommt, ist eine Schlupfwespe aus der Unterfamilie der *Ther-silochinae*. Die Vertreter dieser Gruppe befallen Larven verschiedener Käfer, die in Pflanzen minieren (TOWNES 1971). Wie bei den Arten der Gattung *Diospilus* hat sich also auch bei dieser Unterfamilie eine Spezialisierung auf einen bestimmten Lebensformtypus, in beiden Fällen die minierende Käferlarve, entwickelt.

Der Parasit, den ich aus den Larven von *P.nemorum* ziehen konnte, wurde von Dr. Horstmann (Würzburg) als *Aneuclis brevicauda* Thomson bestimmt. Dies ist die seltenste Art der Gattung. Ihre ♂ waren bisher noch nicht bekannt, denn die Unterscheidungsmerkmale sind bei den ♂ von *Aneuclis* weniger charakteristisch ausgeprägt und variieren stärker als bei den ♀♀, so daß sich einzelne gefangene Individuen meist nicht bestimmen lassen (HORSTMANN 1971). Die Wirte von *Aneuclis brevicauda* waren ebenfalls bisher noch unbekannt, so daß *P.nemorum* den ersten Wirtsnachweis für diesen Parasiten darstellt. Auch die beiden anderen *Aneuclis*-Arten, von denen diesbezügliche Angaben vorliegen, befallen Insekten deren Larven in Kreuzblütlern minieren und zwar *Meligethes* (Nitidulidae), *Ceuthorrhynchus* (Curculionidae) und *Psylliodes* (Chrysomelidae) (AUBERT und JOURDHEUIL 1959).

Das Ei von *Aneuclis brevicauda* ähnelt demjenigen von *Brac-nide* II, da es ebenfalls keinen Appendix besitzt (Abb. 129). Die Larven des ersten Stadiums sind durch ihre schmale Gestalt, das spitz zulaufende Abdomenende, die 4 Höcker im hinteren Körperdrittel und die Kopfmorphologie leicht von den zwei *Braconiden* zu unterscheiden (Abb. 130-131). Ebenso wie die beiden anderen Endoparasiten bleibt auch *A. brevicauda* auf dem ersten Larvenstadium stehen, solange der Wirt noch im Blatt miniert. Erst wenn die Erdflöhlarve in die Erde eingedrungen ist und kurz vor der Verpuppung steht, setzt die Weiterentwicklung der Schlupfwespen ein, die schließlich

zum Tod des Wirtes führt. Der Parasit spinnt dann seinen Kokon in der Puppenkammer, die die Erdflohlarve zuvor gebildet hatte.

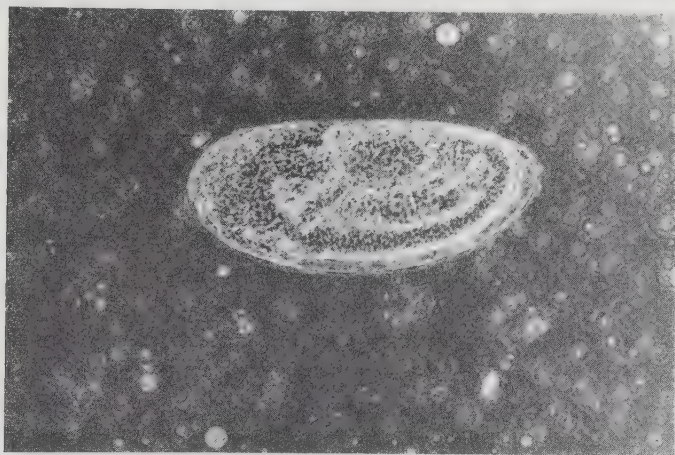


Abb. 129 : Ei von *Aneucelis brevicauda*. 230x

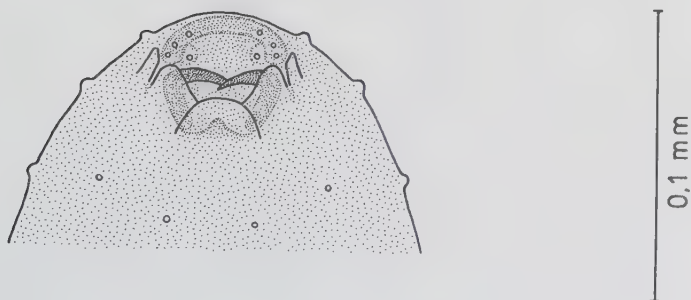


Abb. 130 : Kopf einer L_1 von *Aneucelis brevicauda* (Ventralansicht).



0,2 mm

Abb. 131 : L₁ von Aneuclis brevicauda.

Bezüglich der Häufigkeit des Auftretens nimmt *A. brevicauda* eine Mittelstellung zwischen *Braconide II* und *Diospilus morosus* ein. Die *Ichneumonide* kommt sowohl im Rheintal als auch in der Westschweiz bis zum Genfersee vor und sie konnte an 13 der 44 untersuchten Fundorte nachgewiesen werden. Die Parasitierungsraten lagen in der Hälfte der Fälle zwischen 0,1 - 5% und erreichten maximal 22%. Bei denjenigen Fundorten, an denen *Aneucelis* auftrat, handelte es sich zum großen Teil um Stellen, die schon längere Zeit bestanden hatten. Im Gegensatz zu *Braconide II* kam die *Ichneumonide* aber manchmal auch in relativ jungen Biotopen vor, wo nur kleinere Käferpopulationen existierten. Abgesehen von einem Fundort war an allen diesen Stellen auch *Diospilus morosus* vorhanden, der ja offensichtlich eine gute Dispersionsfähigkeit besitzt und am besten in der Lage ist, neu gebildete Wirtspopulationen zu finden. Wenn man die Entstehung bzw. Veränderung von Erdflohbiotopen verfolgt, stellt man fest, daß *Diospilus* schneller zuwandert und weniger empfindlich auf negative Umweltbedingungen reagiert. So erschien *Aneucelis* beispielsweise in einem untersuchten Fall in einem neuen Biotop erst ein Jahr später als *Diospilus*. An einem anderen Fundort, der zwischenzeitlich durch Bauarbeiten weitgehend unbrauchbar geworden war, trat *Diospilus* im nächsten Jahr sofort wieder auf, während *Aneucelis* jetzt an dieser Stelle verschwunden war. *Diospilus* reagiert also viel schneller und flexibler auf wechselnde Umweltbedingungen.

Die beiden Parasitenarten kamen meistens zusammen an denselben Fundorten vor; gelegentlich traten sie auch gemeinsam in demselben Wirt auf. *Aneucelis* und *Diospilus*-♀♀ erkennen und meiden schon befallene Larven offensichtlich nicht, so daß die Verteilung der beiden Arten in den Wirten zufällig und unbeeinflusst von dem anderen Parasiten erfolgt (χ^2 nicht signifikant verschieden). Diejenigen Käferlarven, die gleichzeitig von beiden Entomophagen befallen waren, wiesen in der Hälfte der Fälle außerdem auch Mehrfachparasitierungen durch *Diospilus* auf. Diese Wirtsindividuen übten wohl, vielleicht auf Grund einer exponierteren Lage, eine besondere Attrak-

tivität auf die Parasiten aus. Wenn Larven des ersten Stadiums der beiden Hymenopteren gemeinsam in einem Wirt vorkommen, so geht der Konkurrenzkampf nicht immer zugunsten derselben Art aus, sondern in einigen Fällen wird *Aneucelis*, in anderen *Diospilus* abgetötet. Die Schlupfwespe ist aber gegenüber der Brackwespe doch insofern im Nachteil, als sie in weitaus höherem Maße abgekapselt wird. Während nämlich die Rate bei *Diospilus* nur 2% beträgt, liegt die Zahl im Fall von *Aneucelis* bei 22%, so daß also ein beträchtlicher Teil der Population gar nicht zur Weiterentwicklung gelangt. Diese schlechte Anpassung an die Physiologie der Wirte könnte als Hinweis darauf gedeutet werden, daß *P.nemorum* nicht als Haupt- sondern nur als Nebenwirt dient, da Parasiten in Nebenwirten oft in höherem Maße abgekapselt werden.

Die *Aneucelis*-Larven sind von Ende Mai bis Ende Juli in den Wirten zu finden, also fast während der gesamten Larvalperiode der Käfer. Schon am Anfang ihres Auftretens können die Parasiten z.T. hohe Befallsraten erreichen und zwar wurden an einem Fundort bereits Ende Mai 22% festgestellt. Entgegen den Angaben von HORSTMANN (1971) kann die Flugzeit der Imagines also nicht erst im Juli beginnen und sich bis zum September erstrecken, sondern die ersten adulten Tiere von *A.brevicauda* müssen schon im Mai erscheinen. Die nächste Generation trat bei der Zucht unter natürlichen Temperaturbedingungen im Juli auf. Da die Wirtslarven aber erst Anfang bis Mitte Juni gesammelt worden waren, mögen die ersten Imagines im Freiland auch schon früher erscheinen. Die zweite Generation kann nun erneut Larven von *P.nemorum* befallen. Auch diese Parasiten schlüpfen noch in demselben Jahr, da die Imagines laut HORSTMANN (1971) bis in den September hinein auftreten sollen. Zu dieser Zeit sind aber keine Larven von *P.nemorum* mehr vorhanden. Da von einigen Thersilochinen bekannt ist, daß sie im Kokon oder als L_1 überwintern, ist anzunehmen, daß auch *Aneucelis* den Winter nicht als Imago überdauert, sondern im Herbst noch einen Wechselwirt parasitiert. Auch *A.melanarius* Holmgren befällt mehrere verschiedene Käfer-Arten (*Psylliodes* und *Ceuthorrhynchus*) und überwintert als L_1 in deren Larven

(JOURDHEUIL 1960a).

Die Notwendigkeit, einen Wechselwirt zu finden, kann ein begrenzender Faktor für die Verbreitung eines Parasiten sein. Im Fall von *Aneucelis brevicauda* ist dies aber wohl nicht die einzige Ursache für ihre relativ geringe Häufigkeit. Bei *Diospilus* ergibt sich schließlich das gleiche Problem und möglicherweise werden von den beiden Arten sogar die gleichen Wechselwirte befallen, aber trotzdem erzielt diese Brackwespe z.T. sehr hohe Parasitierungsraten. Im Fall von *Aneucelis* wirken sich weiterhin auch noch das geringe Dispersionsvermögen und damit die schlechtere Anpassungsfähigkeit an veränderte Umweltbedingungen sowie die höhere Abkapselungsrate negativ aus. Wegen dieser niedrigen Parasitierungsraten erreicht die Schlupfwespe im Gegensatz zu *Diospilus* keine große Bedeutung als Kontrollfaktor für die Larvenpopulationen von *P.nemorum*.

5.4.1.3. EULOPHIDAE (CHALCIDOIDEA)

Pnigalio soemius Walker

Zum Parasitenkomplex der Larven von *P. nemorum* gehören außer den bisher erwähnten Ichneumoniden und Braconiden auch noch Ektoparasiten aus der Familie der Eulophidae (Überfamilie Chalcidoidea). Bei diesen Entomophagen handelt es sich um eine Art der Gattung *Pnigalio* und zwar um *P. soemius* Walker (Unterfamilie Eulophinae). Die Vertreter dieser Gattung sind solitäre oder gregäre Primär- und Sekundärparasiten der Larven und manchmal auch Puppen von Blattminierern oder Gallenerzeugern. Die Art *Pnigalio soemius* ist ein solitärer Ektoparasit, der ein sehr weites Wirtsspektrum besitzt. Er kommt sowohl bei Vertretern aus den Ordnungen der Coleoptera und Lepidoptera als auch bei Dipteren und Hymenopteren vor (BOUČEK und ASKEW 1968, ASKEW und SHAW 1974.). Dieser Entomophage ist also relativ unspezifisch, da er minierende Larven mehrerer Insektenordnungen befällt, die außerdem noch in den verschiedensten Pflanzenarten leben (insgesamt sind 42 Pflanzenfamilien vertreten). Hier ist also die Spezialisierung auf einen bestimmten Lebensformtypus noch stärker ausgeprägt als bei den anderen Larvalparasiten von *P. nemorum*, da die verwandtschaftliche Stellung der Wirte für *Pnigalio* von ganz untergeordneter Bedeutung ist.

Pnigalio soemius war bisher noch nicht aus Erdflöhen der Art *P. nemorum* gezogen worden, so daß diese Funde einen neuen Wirtsnachweis für den Parasiten darstellen.

Bezüglich des Entwicklungszyklus von *Pnigalio soemius* sind meine eigenen Ergebnisse leider lückenhaft, da es mir nicht gelang, eine erfolgreiche Zucht aufzubauen. Zwar konnten die ♀♀ gelegentlich bei Anstichversuchen beobachtet werden, aber es fand keine Eiablage und Weiterentwicklung der Hymenopteren statt. Beim Parasitieren verhalten sich die Entomophagen folgendermaßen: Die ♀♀ beginnen mit Suchbewegungen, sobald sie auf ein befallenes Blatt treffen. Wenn sie die Mine lokalisiert haben, so tasten sie diese mit abwärts gebogenen Fühlern und unter pendelnden Kopfbewegungen ab. Schließlich

biegen sie den Hinterleib senkrecht nach unten um und stechen den Wirt durch die Blattepidermis hindurch an. Dieser Vorgang kann bei derselben Käferlarve mehrfach wiederholt werden. Weniger als 2 Minuten nach dem Anstich sind die Wirte schon mehr oder minder stark paralysiert. Da es sich bei *Pnigalio* um einen Ektoparasiten handelt, werden die Eier außerhalb der Käferlarve abgelegt. Solange die Parasitenlarven noch klein sind, können ihre Wirte z.T. noch unkoordinierte Bewegungen durchführen. Gelegentlich sind sie sogar in der Lage, kürzere Strecken zu kriechen. Auch andere Autoren beobachteten an *Pnigalio* und *Eulophus*-Arten, daß eine völlige Paralyisierung keine unbedingte Voraussetzung für die erfolgreiche Entwicklung des Parasiten ist (DOWDEN 1941, PARKER und SMITH 1933). Wenn die *Pnigalio*-Larven weiter herangewachsen sind, sterben die Wirte schließlich ab und beginnen allmählich, sich bräunlich zu verfärben. Die Entomophagen ernähren sich nun weiterhin von dieser veränderten Larvensubstanz, wie an ihrem dunklen Darminhalt zu erkennen ist. SUNDBY (1957) glaubt, daß die Wirte auf irgendeine Weise 'konserviert' sein müssen, da mechanisch angestochene und dadurch abgetötete Individuen eintrocknen, während die paralysierten Tiere sogar noch anzuschwellen scheinen. Für diese Veränderung könnten vielleicht Stoffe verantwortlich sein, die von den ♀♀ abgegeben werden oder Substanzen, die aus den Speicheldrüsen der Larven stammen.

Wie Beobachtungen an Freilandmaterial zeigten, werden von den *Pnigalio*-♀♀ nur ältere Wirtslarven angestochen und zwar zu 69% L_2 und zu 31% L_3 . Auch bei anderen *Pnigalio* und *Eulophus*-Arten wurde beobachtet, daß bevorzugt ältere Larvenstadien parasitiert werden (ARAMBOURG und PRALAVORIO 1975, PARKER und SMITH 1933). Die kleineren L_1 bieten offensichtlich nicht genug Nahrung für die Parasiten, die ja ihre ganze Entwicklung an derselben Larve durchlaufen und sich nicht von dieser fortbewegen. Auf Grund der solitär minierenden Lebensweise der Erdflöhe wäre die Aussicht auch gering, einen neuen Wirt zu finden.

Um die Parasitenlarven, die im Freiland gesammelt worden wa-

ren, zur Weiterentwicklung und Verpuppung zu bringen, verwendete ich folgende Methode: Die Wirte und Entomophagen wurden aus den Minen entfernt, da die abgeschnittenen Blätter sich meist nicht solange in frischem Zustand halten, bis alle Hymenopteren ihre Entwicklung abgeschlossen haben. Außerdem sind die Parasiten relativ selten, so daß es günstig ist, das Material auszusortieren und zu konzentrieren. Hierzu müssen aber alle Minen geöffnet werden, da nur größere Parasitenlarven oder Puppen gelegentlich durch die Blattepidermis hindurch erkennbar sind. Die nicht befallenen Käferlarven setzt man wieder auf Senfblätter zurück, in die sie sich erneut einfressen. Die Parasiten und ihre Wirte dagegen werden auf kleine Schalen gelegt, die einen umgebogenen Rand besitzen und mit feuchtem Filterpapier ausgekleidet sind. Diese Behälter befinden sich wiederum in Petrischalen, die mit nassem Sand gefüllt werden, um eine genügend hohe Luftfeuchtigkeit zu garantieren (Abb. 132). Unter diesen Bedingungen verlassen die

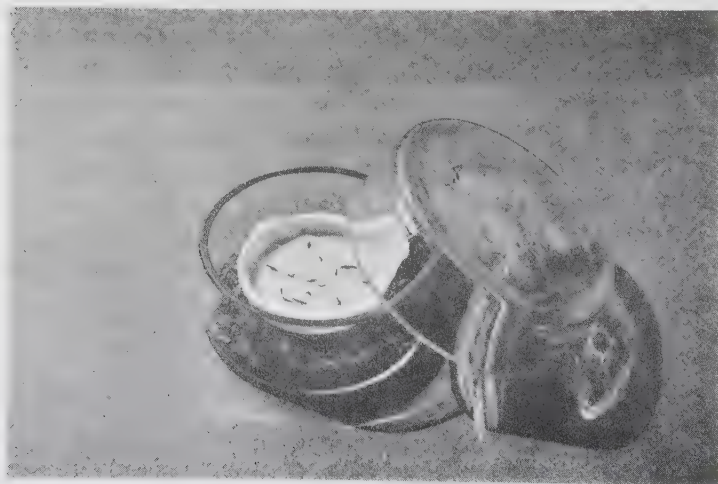


Abb. 132 : Gefäß zur Zucht von *Pnigalio soemius* Larven.

Parasiten zwar gelegentlich den Wirt, vor allem kurz nachdem

sie umgesetzt worden sind, aber sie werden in der Regel von dem umgebogenen Rand zurückgehalten. Bringt man sie dann zu ihrer Käferlarve zurück, so nehmen sie diese meistens wieder an. Auch frisch getötete neue Wirte werden manchmal akzeptiert.

Da die ♀♀ von *Pnigalio soemius* in Laborversuchen keine Eier ablegten, konnte ich nur einen Teil des gesamten Entwicklungszyklus verfolgen. Bei anderen *Pnigalio*-Arten wurde aber schon festgestellt, daß sie 5 Larvenstadien durchlaufen, die sich anhand von Mandibelform und -größe, Körpermaßen, Borstenzahl und Borstenlängen, Stigmenzahl und Ausbildungszustand der Speicheldrüsen unterscheiden (DELANOUE und ARAMBOURG 1967, DOWDEN 1941). Die Morphologie einer jüngeren Larve von *Pnigalio soemius* ist in den Abbildungen 134 - 136 dargestellt.

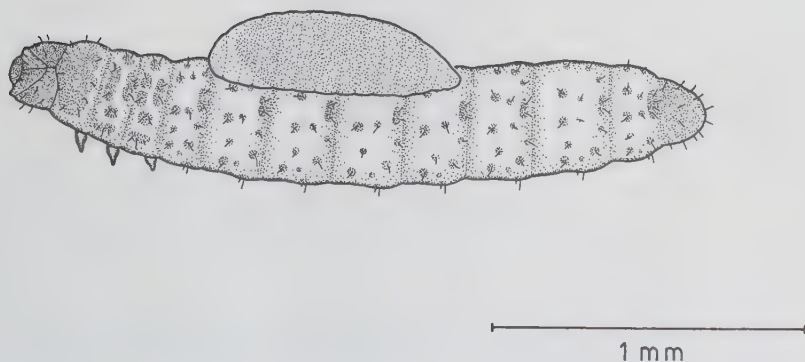
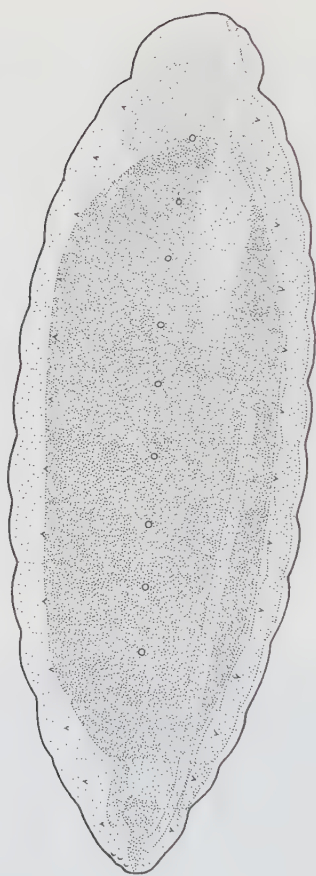


Abb. 133 Larve von *P. nemorum* mit Larve des Ektoparasiten *Pnigalio soemius*.



— 0,2 mm —

Abb. 134 : Larve von Pnigalio soemius.

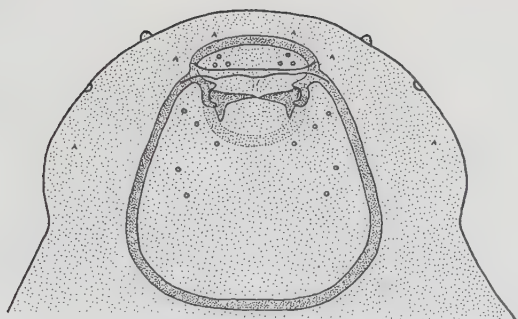
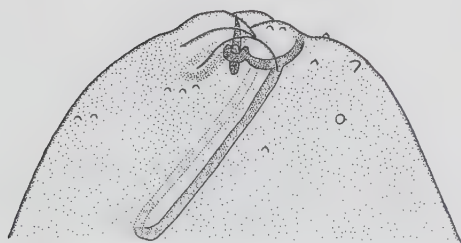


Abb. 135 Kopf einer Larve von *Pnigalio soemius*
(Ventralansicht).



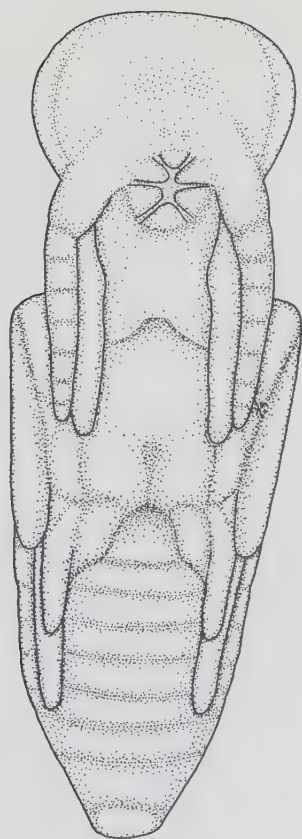
0,1 mm

Abb. 136 Kopf einer Larve von *Pnigalio soemius*
(Seitenansicht).

Sowohl im Zuchtgefäß als auch unter natürlichen Bedingungen im Blatt entfernen sich die Parasiten gelegentlich zunächst ein Stück weit von ihrem Wirt, ehe sie in der Blattmine bzw. auf dem Filterpapier mit der Verpuppung beginnen. Zu diesem Zeitpunkt sind die Käferlarven ganz ausgesaugt, so daß nur eine völlig vertrocknete und geschrumpfte Hülle zurückbleibt. Die verpuppungsbereiten Larven stoßen nun ihr Meconium ab und verlieren dadurch ihre bräunliche Färbung, die im wesentlichen durch den dunklen Darminhalt hervorgerufen wird. Nach einer kurzen Ruhephase streifen sie die Larvenhaut ab und wandeln sich zur Puppe um. Diese ist nicht von einem Kokon umgeben, sondern liegt frei in der Blattmine. Sie wird aber durch eine feste Kutikula geschützt (Abb. 137-138). Die Größen der Puppen, ebenso wie die der verpuppungsbereiten Larven, variieren stark. Für die letzteren stellte ich Werte von 0,66 - 1,94 mm fest und für die ersteren Längen von 0,92 - 1,54 mm. Diese Größendifferenzen sind wohl weniger durch den Geschlechtsunterschied bedingt als vielmehr durch den jeweiligen Ernährungszustand der Parasiten. Wenn ihnen nur eine kleinere Wirtslarve zur Verfügung steht, so ist die Nahrung schneller erschöpft, und da sie in der Regel keine Gelegenheit haben, eine neue Futterquelle zu finden, müssen sie ihre Fraßperiode frühzeitig beenden. Je nachdem, wieviel Nahrung der Wirt bietet, werden also größere oder kleinere Parasitenlarven und Puppen entstehen.

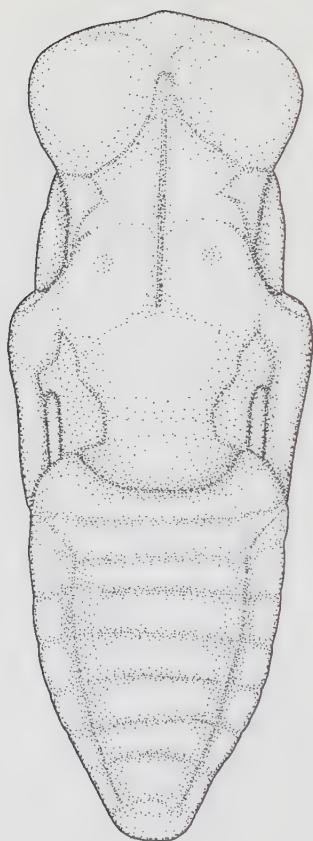
Die Dauer der Puppenruhe von *Pnigalio soemis* ist relativ kurz. So schlüpfen die ♂♂ und ♀♀ bei 23°C nach etwa 6 Tagen (N=10), während die Entwicklung der ♂♂ bei 20°C und 17,5°C 8 (N=6) bzw. 11 Tage (N=8) in Anspruch nimmt.

Die fertigen Imagines verlassen die Puppe, indem sie zunächst den Kopfteil absprengen und anschließend Körper und Beine aus der Hülle herausziehen. ♀♀, die kurz nach dem Schlüpfen seziiert worden waren, enthielten noch keine reifen Eier. Auch nach einer Woche hatten mit Honigwasser gefütterte ♀♀ in ihren beiden Ovarien, die aus je 3 Ovariolen bestehen, nur 2 große Eier gebildet. Die Eier sind von länglich ovaler Form und erreichen Abmessungen von ungefähr 340 : 100 µ.



0,4 mm

Abb. 137 : Puppe von *Pnigalio soemius*, ventral.



0,4 mm

Abb. 138 : Puppe von Pnigalio soemius, dorsal.

Da nur wenige reife Eier gleichzeitig zur Verfügung stehen, können diese Parasiten ein lokal großes Angebot an Wirten nicht sofort optimal ausnutzen. So wurden auf einem Blatt nie mehr als 4 befallene Käferlarven gleichzeitig gefunden, selbst wenn sehr viele potentielle Wirte vorhanden waren. Auch für andere Eulophiden trifft zu, daß nur jeweils 1 - 3 Eier gleichzeitig in einem Ovar heranreifen und daß pro Tag nur maximal 4 Eier abgelegt werden (DELANOUE und ARAMBOURG 1967, SUNDAY 1957). Diese relativ geringe Tageskapazität, etwa im Vergleich mit Braconiden wie z.B. *Microctonus* spp., wird aber möglicherweise durch die längere Lebensdauer von *Pnigalio* ausgeglichen. So ergab sich bei 20° ein Mittel von 11,3 Tagen (N=14) für die ♂♂ und von 23,8 Tagen (N=4) für die ♀♀.

Das Geschlechtsverhältnis der *Pnigalio soemius* Imagines, die von feldgesammelten *P. nemorum* Larven stammten, war sehr zugunsten der ♂♂ verschoben. Unter den insgesamt 57 geschlüpf-ten Imagines befanden sich nur 8 ♀♀ gegenüber 49 ♂♂. Wie bei anderen Chalcidoidea beobachtet wurde, kann die Größe der Wirte das Geschlechtsverhältnis der Parasiten beeinflussen (CLAUSEN 1939, VIGGIANI 1963). Dies würde im Fall von *Pnigalio soemius* bedeuten, daß die *Phyllotreta*-Larven zu klein sind, so daß sich auf ihnen meistens nur ♂♂ entwickeln. Die Ursache für den Einfluß der Größe könnte theoretisch darin liegen, daß unbefruchtete bzw. befruchtete ♀♀ verschieden große Wirte bevorzugen oder daß die ♀♀ je nach der Wirtsgröße männlich bzw. weiblich determinierte Eier ablegen. Möglicherweise ist das häufige Auftreten von ♂♂ aber auch ein Hinweis darauf, daß es sich bei *P. nemorum* um einen 'anormalen' Wirt handelt, der nur gelegentlich befallen wird und keine optimalen Entwicklungsbedingungen für den Parasiten bietet. Ein Einfluß der Wirtsgröße auf das Geschlechtsverhältnis wurde auch bei Mermithiden festgestellt (s. Kapitel 5.2.2.). In diesem Fall handelt es sich aber eindeutig um eine rein phänotypische Geschlechtsbestimmung.

Da das Geschlechtsverhältnis so stark zugunsten der ♂♂ verschoben war und die wenigen vorhandenen ♀♀ meistens keine

Paarungsbereitschaft zeigten, konnte die Kopulation bei *Pnigalio soemius* nur ein einziges Mal beobachtet werden. Die beiden Partner waren in diesem Fall 5 Tage (♀) bzw. 2 Tage (♂) alt. Der eigentlichen Begattung geht zunächst eine kurze Balz voraus, bei der das ♂ dem ♀ unter schwirrenden Flügelbewegungen folgt. Wenn dieses nicht zur Paarung bereit ist, entzieht es sich dem ♂ durch kurze Vorwärtssprünge, während es anderenfalls nach einer Weile ruhig stehenbleibt. Das ♂ beginnt dann das ♀ langsam zu besteigen und zwar bewegt es sich soweit nach vorne, bis die beiden Köpfe auf gleicher Höhe sind. Dabei fährt es fort, mit den Flügeln zu schwirren und die Partnerin mit seinen Antennen zu betrillern. Beginnt das ♀ nun vorwärtszulaufen, so hören die Flügelbewegungen des ♂ auf und setzen erst wieder ein, wenn die Partnerin erneut stehenbleibt. Nach einiger Zeit biegt das ♀ dann plötzlich seinen Hinterleib nach oben hoch, das ♂ bewegt sich ein Stück nach hinten und streckt seinerseits das Abdomen etwas nach unten an die Genitalöffnung des ♀ heran. Die Dauer der Kopulation betrug in dem beobachteten Fall 19 Sekunden.

Bezüglich seiner Verbreitung und Häufigkeit nimmt *Pnigalio soemius* eine Mittelstellung zwischen *Diospilus morosus* und den beiden anderen Larvalendoparasiten von *P. nemorum* ein. Zwar kam dieser Entomophage vom Rheintal bis zum Genfer See an 15 der insgesamt 44 Fundorte vor, an denen 8216 Wirtslarven untersucht wurden, aber die Parasitierungsraten waren immer sehr niedrig. Sie erreichten maximal 7% und lagen in der Mehrzahl (78%) der Fälle sogar unter 5%. In der Regel hatten die Ruderalbiotope, an denen die Chalcidier vorkamen, schon längere Zeit bestanden, seltener waren sie jüngeren Datums. Die Eulophiden treten während fast der ganzen Larvenperiode der Wirte, nämlich von Juni bis August auf. Ähnlich wie bei *Diospilus* sind aber die Parasitierungsraten zu Beginn der Saison niedriger und nehmen erst im Laufe des Sommers zu. Während z.B. der Befall an 3 Fundorten Anfang Juni bei 0% lag, wurden Anfang Juli 1,4%/2,0% und 7% erreicht.

Die Anzahl von Generationen, die *Pnigalio soemius* auf *P.*

nemorum zu durchlaufen vermag, dürfte bei 3-4 liegen, da die gesamte Entwicklung wohl relativ kurz ist. Beipieelsweise ergibt sich bei anderen Pnigalio und Eulophus-Arten mit vergleichbar langer Puppenruhe eine Dauer von 2-3 Wochen für den ganzen Zyklus von der Eiablage bis zum Schlüpfen der Imago (DELANOUE und ARAMBOURG 1967, HERGULA 1930-31, PARKER und SMITH 1933, ZORIN 1937). Die letzten Entomophagen könnten Ende Juli, Anfang August auf den Larven des Erdflöhs parasitieren, aber die anschließend schlüpfenden Imagines müßten dann andere Wirte aufsuchen. Bei der Polyphagie dieser Chalcidier-Art (s.S.210) stellt der Wechsel aber wohl kein großes Hindernis für die Verbreitung des Parasiten dar. So konnte ich an zwei Fundorten, wo Pnigalio in größeren Populationen vorkam sowohl nach dem Verschwinden von P.nemorum als auch schon vorher Pnigalio soemius Larven auf Phytomyza atricornis Mg. (Diptera) in Kickxia elatine Dum. und K. spuria Dum. sowie auf Scaptomyza oder Agromyza sp.(Diptera) in Medicago lupulina L. finden. Diese Fliegen bilden mehrere Generationen pro Jahr, so daß der Parasit bis zum Herbst Wirte vorfindet. Die Überwinterung geschieht dann wohl als Puppe, wie es auch von einigen anderen Pnigalio-Arten bekannt ist (DOWDEN 1941, DELUCCHI 1958).

Der Einfluß des Ektoparasiten auf die Populationsentwicklung von P. nemorum ist als gering anzusehen. Zwar werden die befallenen Wirte getötet, aber der Entomophage ist sehr polyphag und erreicht nie höhere Parasitierungsraten, so daß er keine Bedeutung als Kontrollfaktor für die Erdflöhe erreicht.

5.4.2. IMAGINALPARASITEN

BRACONIDAE

Microctonus spp.

I Systematik

In den Imagines der verschiedenen Phyllotreta-Arten parasitieren mehrere Entomophagen aus der Familie der Braconidae. Es handelt sich bei diesen Hymenopteren um Vertreter der Gattung Microctonus, die zur Unterfamilie der Euphorinae und der Tribus der Euphorini gehört. Die Tribus der Euphorini umfaßt solitäre (seltener gregäre) Endoparasiten, die in Hymenopteren, Neuropteren, Heteropteren, Psocopteren und Coleopteren vorkommen (ČAPEK 1970). Die verschiedenen Gattungen der Euphorini sind meistens auf eine bestimmte Gruppe von Wirten beschränkt. So befallen die Microctonus-Arten, die in der Regel solitär sind, vor allem Imagines, seltener Larven von Käfern und zwar insbesondere Vertreter aus der Familie der Chrysomelidae (MUESEBECK 1963, LOAN 1969, LUFF 1976, DREA et al. 1972). Die Parasiten der Gattung Microctonus besitzen zum großen Teil eine gute Wirtsspezifität. So sind nach den Angaben von LOAN (1969) 13 der 24 untersuchten nordamerikanischen Arten streng monophag. Die restlichen Spezies bleiben auf Vertreter einer Gattung oder auf einige nahe verwandte Arten beschränkt, die mit derselben Gruppe von Pflanzen vergesellschaftet sind. Auf die Wirtsspezifität der Phyllotreta-Parasiten werde ich später noch zurückkommen. (s.S. 263 - 266).

Aus den Imagines der Gattung Phyllotreta konnte ich insgesamt 3 verschiedene Microctonus-Arten züchten. Eine der Arten wurde von Dr. Haeselbarth (München) als Microctonus bicolor Wesmael bestimmt. Die Identität der beiden anderen Parasiten kann noch nicht sicher festgestellt werden, bevor eine Revision der ganzen Gattung durchgeführt worden ist. Laut Literaturangaben sollen neben Microctonus bicolor auch noch Perilitus (=Microctonus) aethiops Nees und Perilitus (=Microctonus?) areolatus Thoms. in Phyllotreta-Arten vorkommen (SPEYER 1925, NEWTON 1931). Hierbei dürfte es sich

aber, wenigstens im Fall von *Microctonus aethiops*, um eine Fehlbestimmung handeln, da diese Art inzwischen als Parasit des Luzerne Rüßlers *Hypera postica* bekannt ist und die *Microctonus*-Arten eine enge Wirtsspezifität besitzen. (s.S.264). Die zwei bisher noch unbestimmten Parasiten, die ich aus Käfern der Gattung *Phyllotreta* gezogen habe, sollen vorläufig, bis die Artbeschreibung bzw. -bestimmung von Dr. Haeselbarth vorliegt, als Sp.Y und Sp.Z bezeichnet werden. Die 3 *Microctonus*-Arten lassen sich anhand verschiedener morphologischer Merkmale unterscheiden, die im folgenden Bestimmungsschlüssel, den Dr. Haeselbarth aufgestellt hat, zusammengefaßt sind.

- 1 Clypeus sehr breit, glänzend. Sternit des 1.Hinterleibssegmentes mit dem Tergit verwachsen. Antenne mit 19-21 (ausnahmsweise 22) Gliedern. Occipitalleiste vollständig und auch in der Mitte deutlich.

Microctonus bicolor Wesmael

- Clypeus und Gesicht schmaler, runzlig, matt. Sternit und Tergit des ersten Hinterleibssegmentes voneinander getrennt. Occipitalleiste in der Mitte oft undeutlich oder fehlend.

2

- 2 Antenne beim Weibchen mit 21-23, beim Männchen mit 24-26 Gliedern. Occipitalleiste meist vollständig, in der Mitte manchmal schwächer. 1.Tergit sehr schlank und lang, ziemlich stark, aber unregelmäßig oder körnig gestrichelt. Radialzelle meist länger, der Radius mündet gewöhnlich spitzwinklig in den Metakarp; dieser meist nur wenig kürzer als das Stigma.

Microctonus Sp. Y

- Antenne beim Weibchen mit 18 oder 19, selten 20 Gliedern, beim Männchen mit 20-23. Occipitalleiste in der Mitte unterbrochen oder dort zumindest schwächer oder undeutlich. Erstes Tergit etwas kürzer und

hinten stärker erweitert, fein und ziemlich regelmäßig gestrichelt. Radialzelle meist kurz, der Radius mündet gewöhnlich fast rechtwinklig in den Metakarp; dieser meist nur von wenig mehr als halber Stigmalänge.

Microctonus Sp. Z

Neben den oben angegebenen Merkmalen ist bei den ♀♀ meistens auch die Färbung ein guter Anhaltspunkt für die Artzugehörigkeit. Im Fall von *M.bicolor* sind ♂♂ und ♀♀ an Kopf und Körper gleichermaßen mittelbraun gefärbt. Bei den beiden anderen Arten besitzen die ♂♂ ebenfalls eine dunkel- bis schwärzlichbraune Farbe, aber die ♀♀ wirken insgesamt heller und sind zudem durch eine charakteristische bräunlich-gelbe Kopffärbung gekennzeichnet (Abb. 139, 140).

Die ♀♀ von *M.bicolor* einerseits und von Sp. Y sowie Z andererseits kann man darüber hinaus auch noch an ihrem Parasitierungsverhalten identifizieren (s.S.253).



Abb. 139 : *Microctonus* Sp. Z, ♀.

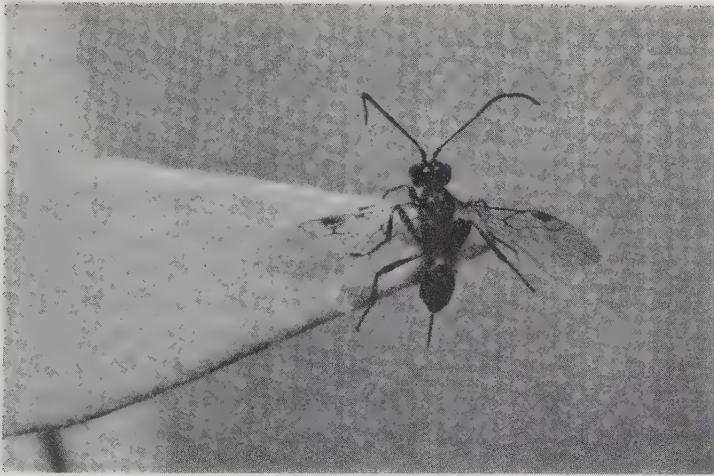


Abb. 140 : *Microctonus bicolor*, ♀.

In anderen Entwicklungsstadien (Eier, Larven) lassen sich ebenfalls morphologische Unterscheidungsmerkmale feststellen, auf die ich im weiteren Verlauf des Kapitels noch zurückkommen werde.

II Embryonal- und Larvalentwicklung

a) Eier und Trophamnion

Die intrauterinen Eier der *Microctonus*-Arten sind langgestreckt, leicht gebogen und besitzen einen mehr oder minder ausgeprägten Appendix (Abb. 141). Schon in diesem Stadium ergeben sich Abweichungen bezüglich der Größen und der Form zwischen *M. bicolor* und Sp. Y bzw. Z. Für die einzelnen *Microctonus*-Arten wurden folgende Maße ermittelt:

<i>M. bicolor</i> (5♀♀)	147 μ	(125-159) μ	x 26 μ	(22-34) μ	(N=37)
Sp. Y (3♀♀)	172 μ	(133-215) μ	x 20 μ	(13-26) μ	(N=24)
Sp. Z (4♀♀)	127 μ	(102-151) μ	x 21 μ	(18-26) μ	(N=20)

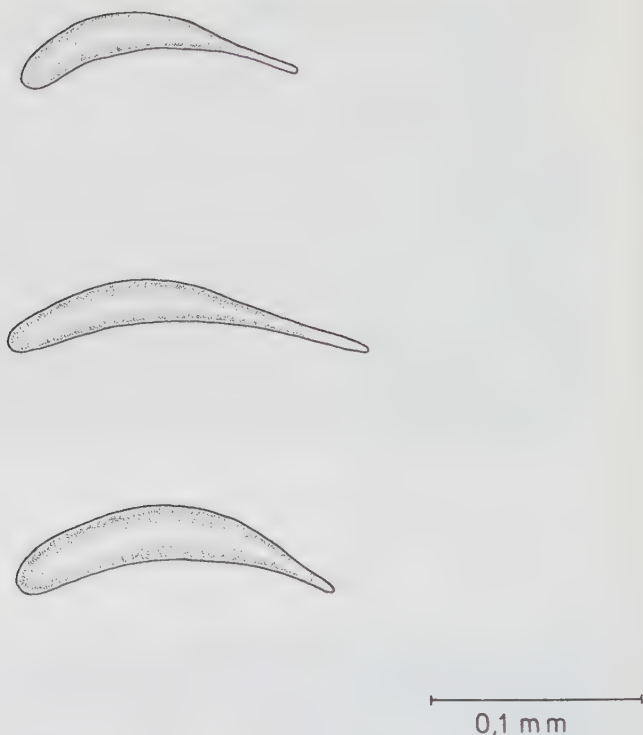


Abb. 141 : Intrauterine Eier von Sp. Z, Sp. Y und
Microctonus bicolor (von oben nach unten).

Die Größendifferenzen sind zwar überwiegend signifikant verschieden, aber trotzdem eignen sie sich nur statistisch und nicht im Einzelfall zur Unterscheidung, da die Maße sich in weiten Bereichen überlappen. In späteren Entwicklungsstadien lassen sich dagegen die Eier der beiden Artengruppen gut an der jeweiligen Länge des Appendix erkennen. Auch bei intrauterinen oder frisch abgelegten Eiern finden sich schon gewisse Unterschiede bezüglich dieses Merkmals. Da aber die Festlegung der Appendixlänge in diesen Fällen etwas willkür-

lich erfolgen muß, ist das Merkmal hier weniger gut zur Unterscheidung geeignet. Bei älteren Stadien dagegen, d.h. sobald der Keimstreif ausgebildet ist, lassen sich *M.bicolor* und *Sp. Y* bzw. *Z* leicht erkennen. Während nämlich der Fortsatz bei *M.bicolor* nie mehr als 10% der Gesamtlänge (Ei+Appendix) erreicht und in der Regel zwischen 3-7% ausmacht, ergeben sich bei *Sp. Y* sowie *Sp. Z* Werte von mehr als 10%, wobei die Längen meist zwischen 12-16% liegen.

Der Verlauf der Embryonalentwicklung wurde am Beispiel von *M.bicolor* genauer verfolgt, da nur diese Art genügend Eier legte, um eine kontinuierliche Untersuchung zu ermöglichen. Darstellungen einzelner Entwicklungsstadien finden sich in den Abbildungen 142 bis 151. Die Maße der verschiedenen Altersstufen sind in der folgenden Tabelle zusammengefaßt.

Tabelle 24 : Maße von Eiern verschiedener Entwicklungsstufen bei *M.bicolor*

Stadium	Mittlere Länge (mit Appendix) (μ)	Mittlere Breite (μ)	Anzahl
I	148	26	37
III	260	98	17
IV - V	336	112	10
VI	371	148	10
VII	413	171	15
VIII	442	190	20
IX	457	204	10

Im Laufe der Entwicklung nimmt die Größe der Eier also beträchtlich zu und zwar kann die Länge um das Vierfache und die Breite ungefähr um das Achtfache ansteigen. Auch bei anderen *Microctonus*-Arten wurden erhebliche Volumenveränderungen beobachtet. So ergibt sich bei *M.vittatae* Mues. eine Zunahme um das Siebenfache (Länge) bzw. Dreizehnfache (Breite), während die Größe im Fall von *M.melanopus* Ruthe um das Dreifache bzw. Zehnfache ansteigt (SMITH 1952, JOURDHEUIL 1960a).

Embryonalentwicklung von *Microctonus bicolor*



Abb. 142 : Stadium I

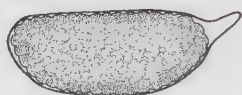


Abb. 143 : Stadium II

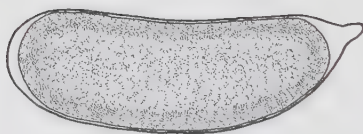


Abb. 144 : Stadium III



Abb. 145 : Stadium IV

0,1 mm



Abb. 146 : Stadium V

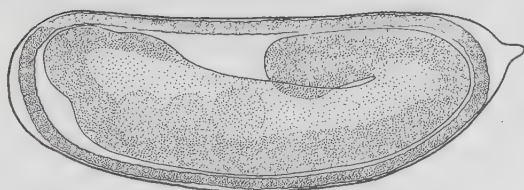


Abb. 147 : Stadium VI, Seitenansicht

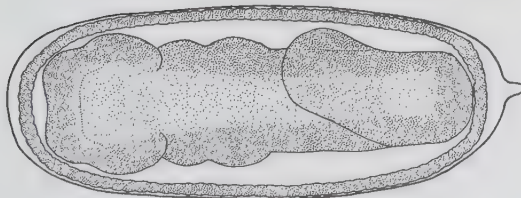


Abb. 148 : Stadium VI, Aufsicht

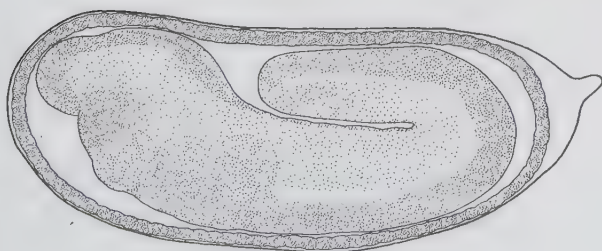


Abb. 149 : Stadium VII

0,1 mm

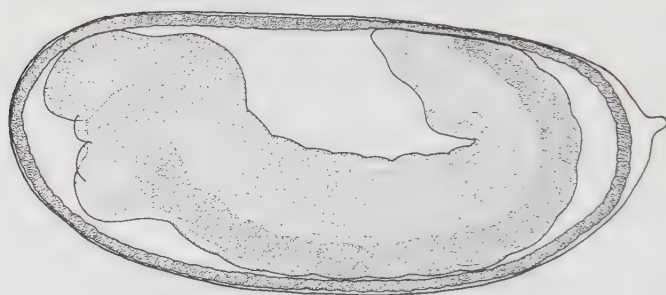


Abb. 150 : Stadium VIII



Abb. 151 : Stadium IX

0,1 mm

Kurz vor dem Schlüpfen der Larven, wenn der Embryo sich zu strecken beginnt, ändert das Ei seine bisherige ovale Gestalt und wird länglich bis birnenförmig. Den Angaben von SMITH (1952) zufolge, werden beim Schlüpfvorgang Chorion und Trophamnion durch starke Streckbewegungen der Larven und eventuell auch unter Zuhilfenahme der Mandibeln zerrissen. Eine Zeitlang ist die mittlere Körperregion des Parasiten dann noch von den Resten der Eihüllen umgeben, ehe er sich schließlich völlig befreit. Die innere der beiden Eihäute, also das Trophamnion, wird nach dem Schlüpfen der Larve nicht funktionslos, sondern bleibt auch weiterhin für die Entwicklung des Parasiten von Bedeutung. Im Ei bildet das Trophamnion ein dichtes Lager aus hexagonalen oder pentagonalen Zellen, das direkt unter dem Chorion liegt und Nährstoffe aus dem Körper des Wirtes entnimmt, um sie an den Embryo weiterzugeben (WEBER 1966). Nachdem die Parasitenlarve geschlüpft ist, zerfällt das Trophamnion in Einzelzellen, die sich völlig voneinander lösen und eine kugelige Gestalt annehmen. Sie entziehen dem Wirtsorganismus auch weiterhin Nährstoffe und vergrößern dabei ihr Volumen im Laufe der Zeit um ein Vielfaches. Bei den bisher von anderen Autoren untersuchten *Microctonus*-Arten steigt der Durchmesser in den meisten Fällen etwa um das Zehnfache an (JOURDHEUIL 1960a, LOAN 1963, SMITH 1952). Die Größenzunahme der Trophamnionzellen erfolgt synchron mit der Entwicklung der Parasitenlarve. Wenn diese z.B. als L_1 in Diapause geht, so wird auch das Wachstum der Nährzellen unterbrochen. Die Funktion des Trophamnions besteht wohl darin, daß es als Nahrungsquelle für die Parasiten dient. Zwar leben die jungen Larven vermutlich vor allem von der Hämolymphe der Wirte, aber für die älteren Stadien sollen die Trophamnionzellen eine wichtige, wenn auch vielleicht nicht die einzige Nahrungsquelle darstellen (JOURDHEUIL 1960a, SMITH 1952).

b) Superparasitismus und Konkurrenz

Gelegentlich kommt es vor, daß eine größere Anzahl Eier in einem Käfer zu finden ist, da die *Microctonus*-♀♀ parasitier-

te und unparasitierte Wirte offensichtlich nicht zu unterscheiden vermögen. In Feldmaterial konnten bis zu 15% Superparasitismus und bis zu 4 Eier pro Wirt festgestellt werden. In Labortests wurden sogar bis zu 40 Eier in einen Käfer abgelegt. Im Fall von Superparasitismus können auch mehrere Larven schlüpfen, aber nur jeweils eine von ihnen überlebt bis zum nächsten Stadium. Wie schon im Kapitel 5.4.1.1. über den Larvalparasiten *Diospilus morosus* erwähnt wurde, konnte FISHER (1961) bei Ichneumoniden zwei Mechanismen des Konkurrenzkampfes feststellen. Es handelt sich zum einen um den Angriff mit Hilfe der Mandibeln und zum anderen um die physiologische Suppression. Auch im Fall von *Microctonus* spielt im Stadium der L_1 wohl der direkte Angriff eine wesentliche Rolle. So fand ich an toten Junglarven häufiger sehr kleine punktförmige melanisierte Bereiche, die wohl auf einen Einstich der Mandibeln zurückzuführen sind. Die Wunden traten paarig oder auch in größerer Zahl auf. Sie waren gelegentlich unregelmäßig verteilt, aber meist entsprach die Anordnung dem Abstand der mehr oder minder weit geöffneten Mandibeln. Manche der toten Larven zeigten allerdings auch keine äußerlich sichtbaren Verletzungen. Möglicherweise hatte aber in diesen Fällen nur noch keine Melanisierung stattgefunden, so daß die Wunden nicht zu erkennen waren. Auch an anderen *Microctonus*-Arten wurde beobachtet, daß überzählige Junglarven durch Verletzung mit den Mandibeln ausgeschaltet werden (DREA et al. 1972, SMITH 1952). Die älteren Parasitenstadien besitzen dagegen keine Mundwerkzeuge mehr, die sich für einen direkten Angriff eignen würden. Trotzdem müssen sie im Konkurrenzkampf den Junglarven überlegen sein, da gelegentlich L_2 - L_5 zusammen mit toten L_1 oder Eiern in einem Wirt zu finden sind. JOURDHEUIL (1960a) stellte fest, daß die physiologische Suppression nicht nur auf die anderen Larven, sondern auch auf deren Trophamnionzellen wirkt. Zwar individualisieren sich die Zellen noch, aber ihr Wachstum wird nach kurzer Zeit gehemmt. Vielleicht liegt hier ein ähnlicher Mechanismus der physiologischen Suppression vor, wie ihn FISHER (1961) für Ichneumoniden nachgewiesen hat. Seinen

Beobachtungen zufolge sind Eier und Junglarven empfindlicher gegen O_2 -Mangel als ältere Stadien, so daß die letzteren die Sauerstoffabnahme, die durch die Superparasitierung hervorgerufen wird, besser überstehen.

c) Larvenstadien und Kokonbildung

Die Junglarven von *Microctonus* sind durch ihre schmale langgestreckte Körperform, das spitzzulaufende Schwanzsegment, ihre Größe sowie das Vorhandensein von Mandibeln von den älteren Stadien zu unterscheiden. Die Abb. 152 - 154 zeigen den allgemeinen Habitus und die Morphologie der Kopfstrukturen einer L_1 . Die Körpergröße der Junglarven liegt kurz nach dem Schlüpfen bei 700 - 800 μ . Im Laufe der Entwicklung wachsen die Parasiten schnell heran und erreichen schließlich Längen bis zu 1570 μ , während die Körperbreite von 104 auf 260 μ ansteigt. Im Stadium der L_1 konnte ich keine charakteristischen morphologischen Merkmale finden, an denen sich die *Microctonus*-Arten unterscheiden ließen. Auch Größenmessungen von Kopfstrukturen wie Mandibellänge (64 - 66 μ), Mandibelbasisabstand (65 - 95 μ) und Kopfbreite (129 - 176 μ) ergaben keine signifikanten Differenzen zwischen den Arten.

Die *Microctonus*-Larve hält sich immer im Abdomen ihres Wirtes auf, wo sie sich frei in der Hämolymphe bewegen kann. Auch bei Arten, die ihre Eier in den Thorax ablegen (s.S.262), wandert die Junglarve anschließend in den Hinterleib der Käfer ab. Die älteren Stadien sind ebenfalls im Abdomen der Erdflöhe zu finden und zwar orientieren sie sich dort in der Regel mit dem Kopf zum Pygidium der Wirte hin.



0,3 mm

Abb. 152 : L₁ von *Microctonus* sp. (Sp.Y oder Sp.Z).

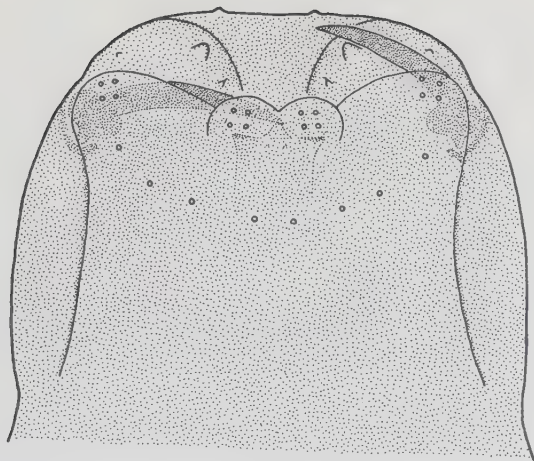


Abb. 153 : Kopf einer L_1 von *Microoctonus bicolor*
(von ventral)

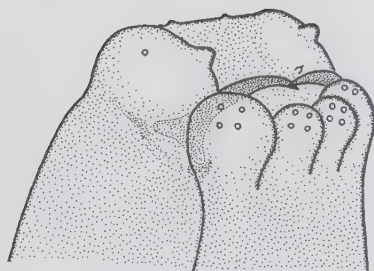


Abb. 154 : Kopf einer L_1 von *Microoctonus bicolor*
(schräg von der Seite)

Abgesehen vom letzten Stadium weisen die älteren Larven nur wenige charakteristische morphologische Erkennungsmerkmale auf. Die L_2 , die Längen zwischen 1,07 - 2,01 mm erreicht, läßt sich von der L_1 bzw. den anschließenden Stadien durch das Fehlen von Tracheensystem und Mandibeln unterscheiden, Erst auf der folgenden Altersstufe, bei einer Länge von 1,53 - 2,55 mm, wird das Tracheensystem in größerem Umfang ausgebildet. Wahrscheinlich handelt es sich bei dieser Gruppe um 2 Stadien, die ich jedoch nicht sicher unterscheiden konnte. Auch SMITH (1952) vermochte die Frage bei *M.vittatae* nicht zu klären. JOURDHEUIL (1960a) und LOAN (1963, 1967) nehmen dagegen für *Microctonus* spp. 2 Stadien an. Diese sollen anhand der abgestreiften Häute zu erkennen sein, die am Hinterende der Larve hängen bleiben. Die Veränderung von Größe und Körperform der Parasiten im Laufe der Entwicklung sowie die Kopfstruktur einer L_3 oder L_4 sind in Abb. 155 - 161 dargestellt.

Die Larven des letzten Stadiums, demnach also die L_5 , sind dann wieder an charakteristischen morphologischen Merkmalen zu erkennen. Sie erreichen Größen von 2,3 - 3,5 mm, besitzen zahlreiche längere Borsten an Thorax und Abdomen und verfügen über ein typisches Kopfskelett (Abb. 162 - 164). Im Stadium der L_5 lassen sich die beiden Gruppen, also *M.bicolor* einerseits und Sp.Y sowie Sp.Z andererseits wieder eindeutig identifizieren (Abb. 162 - 163). Die 2 letztgenannten Arten können allerdings nicht voneinander unterschieden werden. In Tabelle 25 sind die charakteristischen und für die Bestimmung wichtigen Merkmale zusammengefaßt. Außer den dort erwähnten Kriterien konnten bei Serienuntersuchungen auch noch weitere Unterschiede festgestellt werden, die aber variabel sind und im Einzelfall keine sichere Identifizierung erlauben. Hierzu gehören z.B. Form und Breite des Labialsklerits und die Länge des Stipitalsklerits. Bei Sp.Y sind die Maße dieser Skelettelemente jeweils am größten, während für Sp.Z und *M.bicolor* vergleichbare Werte gelten.

Tabelle 25 : Morphologische Unterschiede beim Kopfskelett
der L₅ von M.bicolor sowie Sp.Y und Sp.Z

Merkmal	M.bicolor	Sp.Y und Sp.Z
Cardo-Stipital Borsten	3, selten 2	5, selten 6
Labiobasal Borsten	14-19, meist 17	17-24, meist 21
Mandibel	undeutlich	deutlich
Sensille beim Maxillartaster	fehlt	vorhanden

Die Bezeichnungen entsprechen der Nomenklatur, die von ČAPEK (1970) bzw. SMITH (1952) verwendet wurde.

Größen verschiedener Larvenstadien von Microctonus bicolor

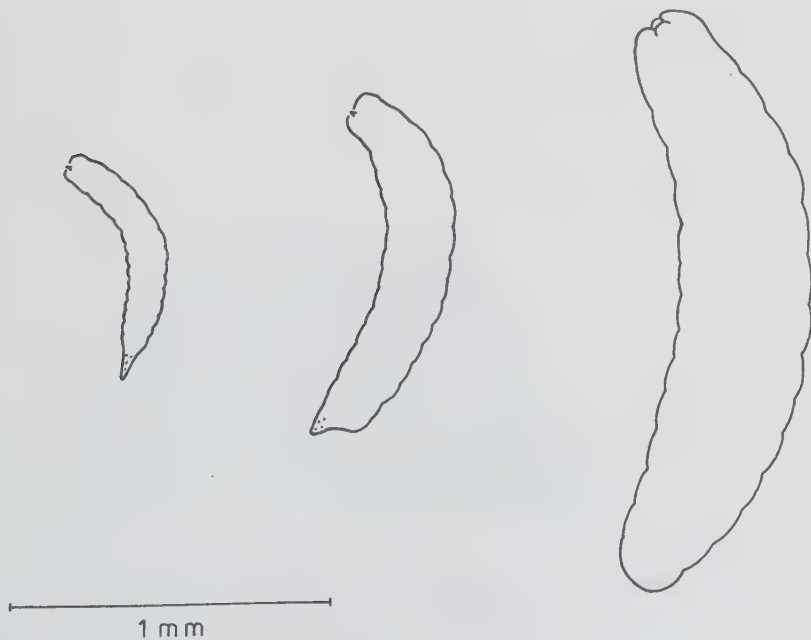


Abb.155: L₁
(jung)

Abb.156: L₁
(alt)

Abb.157: L₂

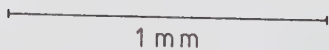
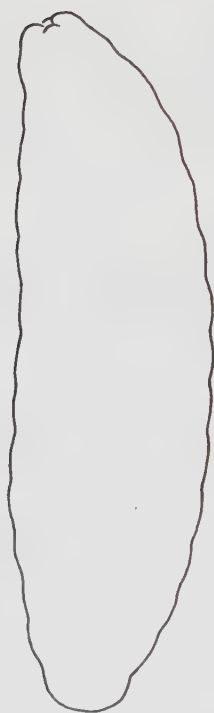


Abb. 158 : $L_{3/4}$

Abb. 159 : L_5

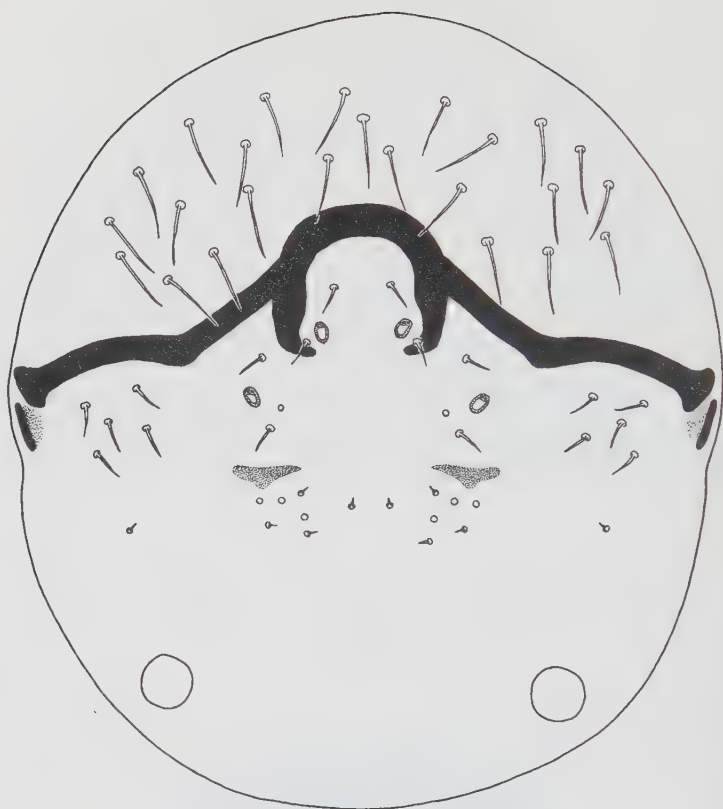


Abb. 160: Kopf einer L_3/L_4 von *Microctonus* sp.
(Ventralansicht).



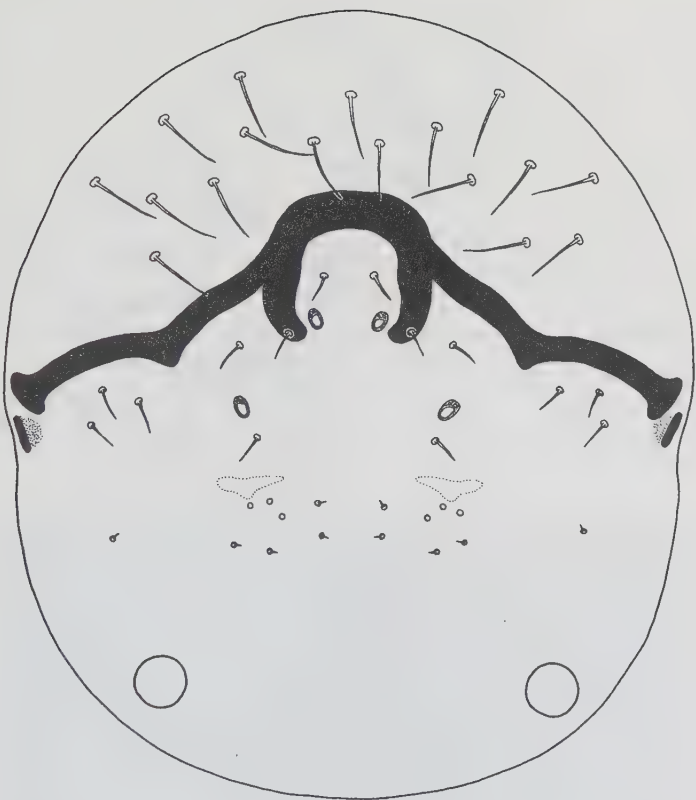
0,1 mm

Abb. 161: Kopf einer L_3/L_4 von *Microctonus* sp.
(Seitenansicht).



0,2 mm

Abb. 162 : Kopfskelett einer L_5 von *Microctonus* Sp.Y.



— 0,2 mm —

Abb. 163 : Kopfskelett einer L_5 von *Microoctonus bicolor*.



1 mm

Abb. 164 : L₅ von *Microctonus* Sp.Y.

Die Larven des letzten Stadiums (L_5) sind schließlich so groß, daß sie die Leibeshöhle des Käfers völlig ausfüllen. Jetzt kann man die Parasitierung schon von außen erkennen, da der Hinterleib des Wirtes erheblich angeschwollen ist und die Intersegmentalhäute stark gedehnt sind. Allerdings ist dies kein eindeutiger Hinweis auf einen Befall mit *Microctonus*, da auch legereife ♀♀ ein ähnliches Aussehen zeigen können. Die älteren Parasitenlarven liegen meist so im Abdomen des Wirtes orientiert, daß ihr Vorderende zum Pygidium des Käfers hin gerichtet ist. Manchmal sind Kopf und ein Teil des Thorax auch nach vorne umgebogen, da die Larven nicht genügend Platz finden, um eine völlig gestreckte Lage einzunehmen. Die L_5 verläßt den Wirt schließlich, indem sie die Membrane im Bereich des Pygidiums zerreißt und am Hinterende zwischen dorsalen und ventralen Skleriten ins Freie gelangt (Abb. 165).

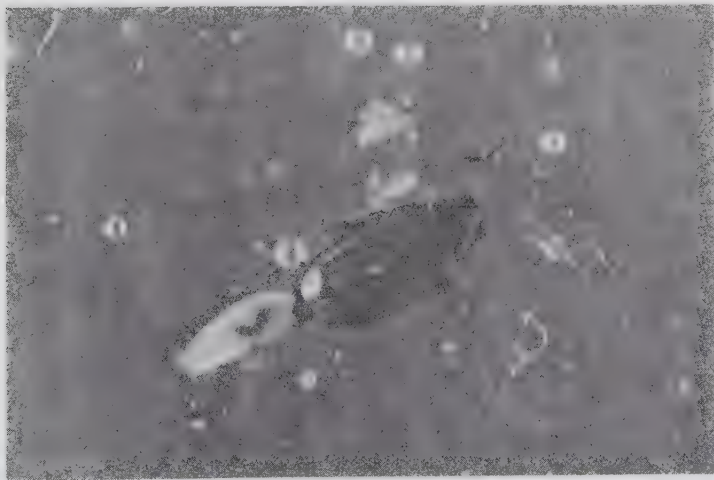


Abb. 165 : Larve von *Microctonus* sp. beim Verlassen des Wirtes.

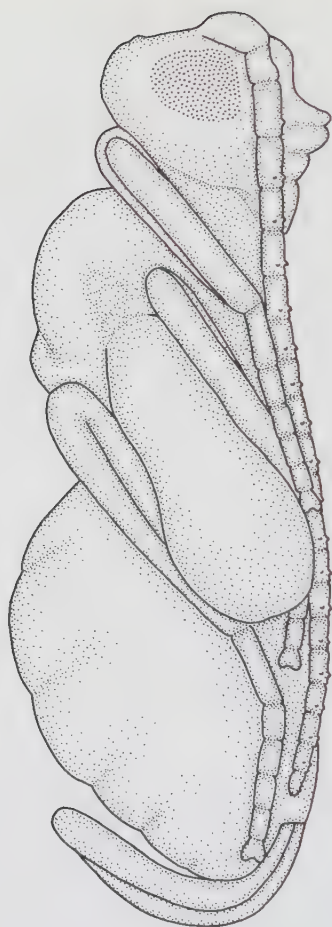
Die Parasiten verlassen den Käfer aber nicht durch den After wie PYATAKOVA (1928) angibt. Vielmehr bleibt der Verdauungstrakt völlig unbeschädigt, da die Larven sich ihren Weg neben dem Darm nach draußen bahnen. Dieses Schlüpfverhalten dürfte wohl die Regel innerhalb der Gattung *Microctonus* und der nahe verwandten Gattung *Perilitus* sein, da bei verschiedenen anderen Arten aus Käfern ein entsprechendes Vorgehen beobachtet wurde (JOURDHEUIL 1960a, LOAN und HOLDAWAY 1961, NARAYANAN et al. 1960, SMITH 1952). Wie das Beispiel von *Perilitus deceptor* Wesm. zeigt, werden aber z.T. auch andere Austrittsstellen gewählt. So gelangt diese Art durch die Tergite des Abdomens oder zwischen erstem Hinterleibstergit und Thorax des Käfers ins Freie (DOMENICHINI 1953). Die Parasiten schaffen sich die Austrittsöffnung dadurch, daß sie die Gewebe unter straken Dehnungs- und Streckbewegungen zerreißen. Die Mandibeln treten hierbei wohl in der Regel nicht in Funktion (JOURDHEUIL 1960a, SMITH 1952). Der so entstandene Spalt wird dann mit Hilfe des Kopfes noch mehr erweitert, bis die Larve sich mit dem Vorderteil außen auf der Unterlage verankern und den restlichen Teil des Körpers völlig herausziehen kann. Zu dem Zeitpunkt, an dem der Entomophage den Wirt verläßt, lebt der Käfer meistens noch, aber er stirbt innerhalb der nächsten 24 Stunden.

Das Erscheinen der Hymenopteren-Larven ist nicht an eine bestimmte Tageszeit gebunden, sondern das Verlassen der Wirte erfolgt sowohl tags- als auch nachtsüber. Sobald der Parasit ins Freie gelangt ist, sucht er den Boden auf und beginnt, sich an einer Stelle mit relativ lockerer Oberfläche einzugraben. Hierbei dringt er meistens nicht tiefer als 1 cm in das Substrat ein. Falls keine Erde vorhanden ist, zeigt die Larve eine starke Suchaktivität und legt zum Teil größere Strecken zurück, um eine geeignete Stelle zu finden. Zwar kann der Parasit sich auch außerhalb der Erde auf einem glatten Untergrund verpuppen, aber er braucht mindestens Ecken oder Ritzen, deren Wände einen Winkel von weniger als 90° bilden, da er nicht in der Lage ist, auf einer ganz ebenen Fläche einen Kokon zu spinnen. Zwar gibt SMITH (1952) an,

daß es *M.vittatae* gelingt, sich auch völlig frei auf einer Unterlage zu verpuppen, aber bei den von mir untersuchten Parasiten war dies nie der Fall.

Die Art des Verpuppungssubstrates, das den Larven zur Verfügung steht, hat auch einen Einfluß auf die Mortalität, die im Kokonstadium auftritt. Wenn man den Larven ein geeignetes Medium wie z.B. Sand anbietet, so liegt der Anteil der Überlebenden bei 79% (N=291). Stehen den Parasiten aber nur glatte Oberflächen zur Verfügung, so suchen sie zunächst eine Zeitlang nach günstigeren Stellen, ehe sie schließlich doch in Ecken und Ritzen mit dem Kokonbau beginnen. Einige Larven verspinnen sich unter diesen Bedingungen gar nicht, sondern kriechen längere Zeit umher, wobei sie z.T. schon ihren Spinnfaden abgeben und bleiben nach einer Weile erschöpft liegen und sterben. Aber auch diejenigen Individuen, die doch einen Kokon bilden, sind z.T. stark geschwächt. Deshalb erreicht die Überlebensrate in diesem Fall nicht 79% wie bei den Versuchen mit Sand, sondern nur 59% (N=99) ($P < 0,1\%$). Die Mortalität während der Kokonphase betrifft zu ungefähr gleichen Teilen das Larvenstadium (52%) und die Puppen bzw. Imagines (48%). Unter den beiden letzteren sind wiederum die Puppen mit 69% stärker vertreten.

Beim Kokonbau beginnt die Larve zunächst relativ lange Fäden von Oberfläche zu Oberfläche zu spannen. Solange das Gespinnst noch so dünn ist, daß sie den Kopf hindurchstecken kann, heftet sie die Fäden mit dem Mund an der Unterlage fest. Sobald das Geflecht zu eng geworden ist, werden kürzere Stücke von 1 - 2 mm Länge gebildet und an dem schon bestehenden Netzwerk befestigt. Die Larve folgt beim Spinnen des Kokons keinem bestimmten Schema, so daß der Bau nicht gleichmäßig weitergeführt wird, sondern an verschiedenen Stellen in unterschiedlichem Maße fortgeschritten sein kann. So spinnt die Larve manchmal nur 10 Minuten, manchmal aber auch 35 Minuten an einem Kokonende, ehe sie sich umdreht, um den Bau in der anderen Hälfte fortzusetzen. Im Mittel bleibt die Larve aber ungefähr 17 Minuten in derselben Position. In denjenigen Fällen, in denen der Kokonbau von Anfang



0,5 mm

Abb. 166 : Puppe von *Microctonus* sp., lateral.

an verfolgt werden konnte, lag die Zeitdauer, die zur Fertigstellung des Gespinstes benötigt wurde, bei ungefähr 5 Stunden. Anschließend wird noch die innere pergamentartige braune Schicht abgeschieden, wozu die Larve dann noch einmal etwa 2 Stunden benötigt.

Zwischen den Kokons der 3 *Microctonus*-Arten, die in Käfern der Gattung *Phyllotreta* vorkommen, lassen sich Unterschiede hinsichtlich ihrer Längen feststellen. Für SP.Z ergibt sich ein mittlerer Wert von $2,15 \pm 0,21$ cm (N=6), für *M.bicolor* $2,40 \pm 0,35$ cm (N=14) und für Sp.Y $2,65 \pm 0,36$ (N=17). Die Differenzen sind aber nur statistisch gesehen von Bedeutung, da sich die Größen im Einzelfall überlappen können.

d) Entwicklungsdauer

Im Anschluß an die Beschreibung der Morphologie und des Verhaltens der einzelnen Entwicklungsstadien möchte ich nun noch kurz auf die Entwicklungsdauer eingehen (Tabelle 26). Die diesbezüglichen Untersuchungen wurden nur an *M.bicolor* und Sp.Z durchgeführt, da von Sp.Y nicht genügend Material zur Verfügung stand. Beobachtungen der Phänologie und einiger Kokonzzeiten deuten aber an, daß diese Art sich ähnlich wie Sp.Z verhält.

Die Dauer der einzelnen Larvenstadien wurde von mir nicht genauer untersucht, aber wie die Beobachtungen an anderen *Microctonus*-Arten ergaben, nimmt die L_1 die meiste Zeit in Anspruch. Über die Länge der folgenden Altersstufen liegen dann widersprüchliche Angaben vor (JOURDHEUIL 1960a, SMITH 1952, LOAN 1963).

Wie der Vergleich zwischen den Werten von *M.bicolor* und Sp.Z zeigt, entwickelt sich die letztgenannte Art in allen Stadien etwas schneller. Der Unterschied ist besonders deutlich im Fall der Larvendauer. Auf dieser Stufe findet man auch die größten Abweichungen zwischen den Individuen einer Art. Dies dürfte im wesentlichen durch die L_1 bedingt sein. So beobachtete beispielsweise SMITH (1952) an *M. vittatae*,

daß das erste Stadium unter identischen Außenbedingungen verschieden lange Zeit in Anspruch nimmt.

Tabelle 26 : Entwicklungsdauer verschiedener Stadien von *M.bicolor* und *Sp.Z*

Stadium	M.bicolor		Zahl	Sp.Z		Zahl
	Dauer (Tage)			Dauer (Tage)		
	20°	23°		20°	23°	
Ei		5 ± 1	68		4 ± 1	10
Larve: L ₁ -L ₅		18	16		8	15
Ei - L ₅		26 ± 5	16		12 ± 4	15
Kokon	17±1		12	14±1		7
		15 ± 1	18		11 ± 0,5	11
Ei - Imago		41			23	

III Imagines

a) Schlüpfen

Die fertig entwickelten Imagines verlassen den Kokon, nachdem sie seitlich von der Spitze eine unregelmäßige Öffnung aufgerissen haben. Wie SMITH (1952) bei *M.vittatae* beobachtete, dauert der Vorgang des Schlüpfens insgesamt ungefähr 23 Minuten. Das Erscheinen der Imagines ist nicht auf eine bestimmte Tageszeit beschränkt, aber in den Vormittags- und Mittagsstunden stellte ich ein deutliches Maximum fest. So wurden bei Zählungen zwischen 18 - 8 Uhr insgesamt 5 Imagines gefunden, während Kontrollen von 8 - 14 Uhr bzw. 14 - 18 Uhr eine Anzahl von 61 bzw. 8 Individuen ergaben.

Der zeitliche Verlauf des Schlüpfens von ♂♂ und ♀♀ einer Art wurde bei *M.bicolor* über mehrere Wochen hin genauer verfolgt. Zur Untersuchung wählte ich eine Käferpopulation, die im Frühjahr kurz nach dem Verlassen des Winterquartiers gefangen worden war, so daß alle Parasiten sich auf derselben Entwicklungsstufe, nämlich im Diapausestadium der L_1 befanden. Setzt man den Tag, an dem die erste Imago erscheint, als 1, so ergibt sich bei den ♂♂ ein Mittelwert von 9,5 Tagen ($N=198$) für den Schlüpzeitpunkt, während im Fall der ♀♀ 11,2 Tage ($N=182$) erreicht werden ($P < 0,1\%$). Die ♀♀ erscheinen also im Mittel etwas später als die ♂♂ (Abb. 167).

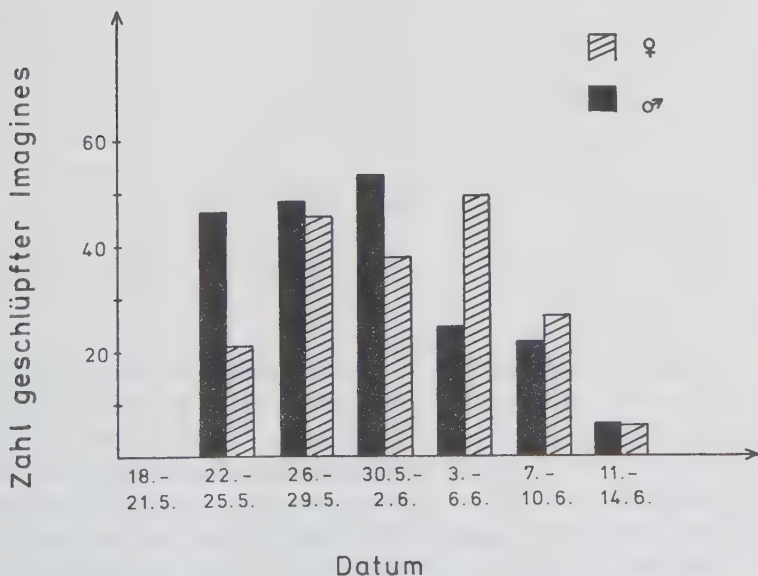


Abb. 167 : Schlüpfverlauf bei ♂♂ und ♀♀ von *Microctonus bicolor* im Frühjahr.

Für Sp.Y und Sp.Z wurden diese Untersuchungen nicht durchgeführt, da nicht genug ♂ zur Verfügung standen. Ein unterschiedlicher Schlüpfzeitpunkt der beiden Geschlechter tritt aber nicht bei allen Vertretern der Gattung *Microctonus* auf, da z.B. LOAN und HOLDAWAY (1961) bei *M.aethiops* Nees keine Differenzen feststellen konnten.

b) Geschlechtsverhältnis und Kopulation

Das Geschlechtsverhältnis der *Microctonus*-Parasiten, die aus feldgesammelten Käfern schlüpften, war bei den einzelnen Arten sehr unterschiedlich. Während im Fall von *M.bicolor* etwa gleich viel ♂ wie ♀ auftraten, überwog bei Sp.Y und Sp.Z deutlich das weibliche Geschlecht.

Tabelle 27 : Geschlechtsverhältnis der verschiedenen *Microctonus*-Arten in natürlichen Populationen

Art	Geschlechtsverhältnis			Anzahl Individuen	
	♀♀		♂♂	♀♀	♂♂
<i>M.bicolor</i>	1	:	1,1	320	348
Sp.Y	1	:	0,5	39	21
Sp.Z	1	:	0,4	92	39

Bei anderen Arten der Gattung *Microctonus* treten z.T. noch extremere Unterschiede auf. So beträgt das Geschlechtsverhältnis im Fall von *M.vittatae* 1 : 612 (♂ : ♀), während bei *M.colesi* überhaupt keine ♂ bekannt sind (SMITH 1952, DREA 1968a). Die Art *M.brevicollis* Haliday wiederum soll einen wechselnden Anteil von ♀ aufweisen, je nachdem, welche Generation vorliegt (KÜNCKEL D'HERCULAIS und LANGLOIS 1891).

Bei allen drei *Microctonus*-Arten aus *Phyllotreta* konnte ich die Kopulation im Labor beobachten. Der eigentlichen Paarung geht zunächst eine kurze Balz voraus, die durch den Geruch des ♀ ausgelöst wird. Setzt man nämlich ♂ in ein Ge-

fäß, in dem vorher ein ♀ war, so beginnen sie zu balzen und versuchen sogar, sich gegenseitig zu besteigen. Die ♂ der verschiedenen Arten zeigen eine sehr unterschiedliche Aktivität. Während diejenigen von *M.bicolor* meist sofort zu balzen beginnen, sobald sie mit einem ♀ zusammengegeben werden, sind Sp.Y und Sp.Z häufig zunächst indifferent und werden erst einige Zeit später aktiv. Bei der Balz stellt das ♂ die Flügel hoch, bewegt sie ruckartig auf und nieder und folgt so dem ♀ nach. Falls dieses nicht zur Kopulation bereit ist, versucht es durch Fliegen bzw. Laufen zu entkommen. Wenn das ♂ bereits aufzusteigen beginnt, wehrt sich das ♀ durch Umbiegen des Hinterleibs. In der Regel sind die ♂ allerdings viel zu langsam, als daß es ihnen gelingen würde, ein paarungsunwilliges ♀ einzuholen. Wenn das ♀ aber zur Kopulation bereit ist und nach einer Weile ruhig stehenbleibt, nähert sich das ♂ langsam unter ständigem Flügelrucken von hinten, betrillert die Partnerin kurz mit den Fühlern und beginnt dann aufzusteigen. Während der Kopulation hält das ♂ sich mit allen Beinpaaren am ♀ fest oder stützt die Hinterextremitäten am Boden ab. Seine Flügel bleiben weiterhin hochgestellt, aber sie werden nun nicht mehr bewegt. Die Fühler sind schräg nach hinten gerichtet. Während der Begattung scheint das ♂ in eine Art Starre zu verfallen, denn bei Paarungen, die auf der Unterseite von Blättern sitzen, löst es z.T. seine Umklammerung und hängt dann steif herab, wobei es nur noch an der Abdomenspitze mit dem ♀ in Berührung bleibt. Bezüglich der Dauer der Paarung ergaben die Untersuchungen verschiedene Werte für die 2 Artengruppen. Während bei *M.bicolor* eine Zeit von im Mittel $26,2 \pm 4,6$ Sekunden ($N=18$) festgestellt wurde, betrug die Dauer bei Sp.Z $46,6 \pm 4,5$ Sekunden ($N=8$) und bei Sp.Y $42,5 \pm 1,3$ Sekunden ($N=4$). Zwischen *M.bicolor* und den beiden anderen Arten besteht also ein deutlicher Unterschied, der auch statistisch gesichert ist ($P<0,1\%$). Im Labor fand nicht immer, wenn ♂ und ♀ zusammengegeben wurden, anschließend auch eine Kopulation statt. Vielmehr waren bei allen 3 Arten nur 35 - 40% der Versuchsansätze

erfolgreich. Während aber bei Sp.Y und Sp.Z in 90 - 100% der Fälle, in denen das ♂ balzte, dann auch eine Kopulation erfolgte, traf dies bei M.bicolor nur in 86% der Versuche zu. Im Fall von Sp.Y und Sp.Z ist der Mißerfolg also häufiger auf die Trägheit der ♂♂ zurückzuführen, bei M.bicolor dagegen eher auf die Abwehr der ♀♀. Die Bereitschaft der ♀♀ zur Paarung hängt unter anderem davon ab, ob sie schon einmal begattet worden sind. Während nämlich die ♂♂ wiederholt und z.T. sogar kurz hintereinander kopulieren, konnte ich bei den ♀♀ keine mehrfachen Paarungen beobachten. Möglicherweise spielt das Alter ebenfalls eine Rolle, obwohl in Einzelfällen auch 3 bzw. 6 Tage alte ♀♀ und ♂♂ noch kopulierten.

c) Lebensdauer

Das Lebensalter, das die Parasiten erreichen können, variiert je nach dem Geschlecht und der betreffenden Microctonus-Art.

Tabelle 28 : Lebensdauer von ♂♂ und ♀♀ bei Microctonus spp.

Art	♂		♀	
	Lebensdauer(Tage)	Zahl	Lebensdauer(Tage)	Zahl
M.bicolor	8,7 ± 1,1	32	6,7 ± 3,6	21
Sp.Y	6,6 ± 2,6	1	5,8 ± 2,4	9
Sp.Z	5,6 ± 2,1	22	4,8 ± 2,2	10

Temperatur : 23° C

Solch eine relativ kurze Lebensdauer von 8 - 12 Tagen wurde auch bei den ♀♀ anderer Microctonus-Arten beobachtet (JOURDHEUIL 1960a, LOAN und HOLDAWAY 1961, SMITH 1952).

d) Eiablage der Parasiten und Abwehrverhalten der Käfer

Die Eiablage kann schon kurz nach dem Schlüpfen der Microctonus ♀♀ beginnen, auch ohne daß diese kopuliert haben. Setzt man Parasiten bald nach dem Verlassen des Kokons, so

findet man neben einer Anzahl in Bildung begriffener Oocyten bereits zahlreiche große Eier vor (Abb. 168). Bei der Art *M.bicolor* sind z.B. im Mittel insgesamt 123 Eier vorhanden, die sich auf 8 - 11 Ovariolen pro Ovar verteilen ($N = 5 \text{ ♀♀}$). Die ♀♀ von *Sp.Z* und *Sp.Y* besitzen dagegen nur 5 - 9 bzw. 5 - 8 Ovariolen/Ovar, in denen 45 bzw. 66 Eier zu finden sind ($N = \text{je } 4 \text{ ♀♀}$). Ein Vergleich mit anderen *Microctonus*-Arten zeigt, daß die Eizahl bei diesen Vertretern der Gattung zwischen 40 und 600 liegt, während die Ovariolenzahl von 2 bis 20 pro Ovar variieren kann (DREA et al. 1972, JOURDHEUIL 1960a, LOAN 1963, LOAN und HOLDAWAY 1961, DREA 1968a, SMITH 1952). Die drei *Microctonus*-Arten aus *Phyllotreta* spp. zeigen nicht nur Unterschiede bezüglich der anfänglich vorhandenen Eizahl, sondern auch bei Parasitierungsversuchen im Labor wurden ganz verschieden hohe Nachkommenzahlen erreicht. So legte *M.bicolor* im Mittel 87 Eier ab ($N = 19 \text{ ♀♀}$), während bei *Sp.Y* und *Sp.Z* nur Werte von 20 ($N = 4 \text{ ♀♀}$) bzw. 14 ($N = 5 \text{ ♀♀}$) festgestellt wurden. Der Verlauf der Eiablage einzelner ♀♀ von *M.bicolor* ist in Abb. 169 dargestellt. Die Parasiten geben also im Labor wesentlich weniger Eier ab als ihrem eigentlichen Potential entspricht und zwar auch dann, wenn die bevorzugten Wirte angeboten werden. Ein entsprechendes Verhalten wurde von JOURDHEUIL (1960a) an *M.melanopus* beobachtet, deren ♀♀ nur 20 von ungefähr 100 vorhandenen Eiern ablegten. Ein weiterer Unterschied zwischen den verschiedenen *Microctonus*-Arten aus *Phyllotreta* spp. betrifft das Parasitierungsverhalten. Während nämlich *M.bicolor* auf den Wirt aufsteigt, greifen *Sp.Y* und *Sp.Z* seitlich neben dem Käfer stehend an, indem sie den Hinterleib zwischen den Beinen nach vorne biegen (Abb. 170 und 171). Das zuletzt geschilderte Verhalten wurde auch bei verschiedenen anderen Arten der Gattung *Microctonus* und *Perilitus* beobachtet (JOURDHEUIL 1960a, LOAN 1963, LOAN und HOLDAWAY 1961, NARAYANAN et al. 1960, SMITH 1952, RICHERSON und DE LOACH 1972, DOMENICHINI 1953).

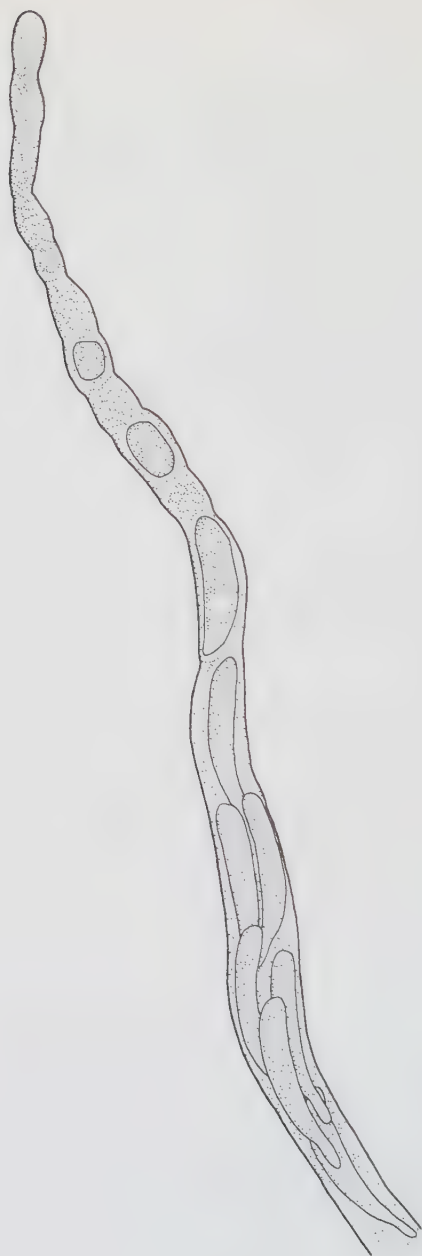


Abb. 168 : Ovariole von *Microctonus bicolor*.

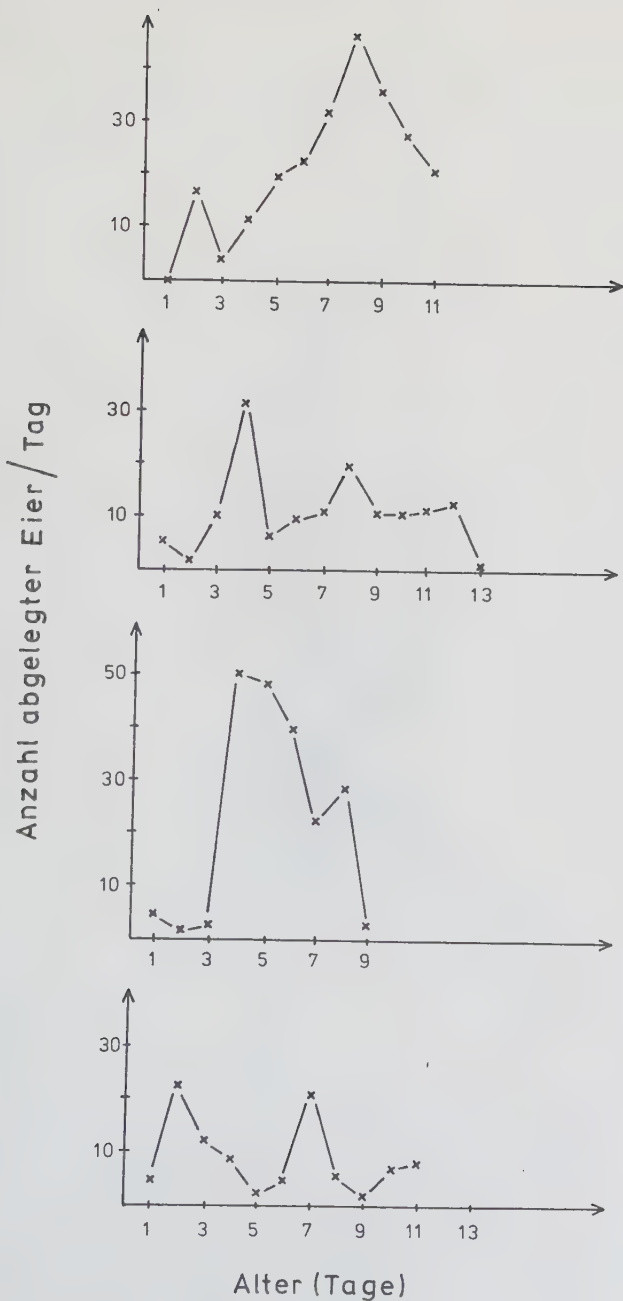


Abb. 169 : Eiablage bei 4 verschiedenen ♂♂
von *Microctonus bicolor*.

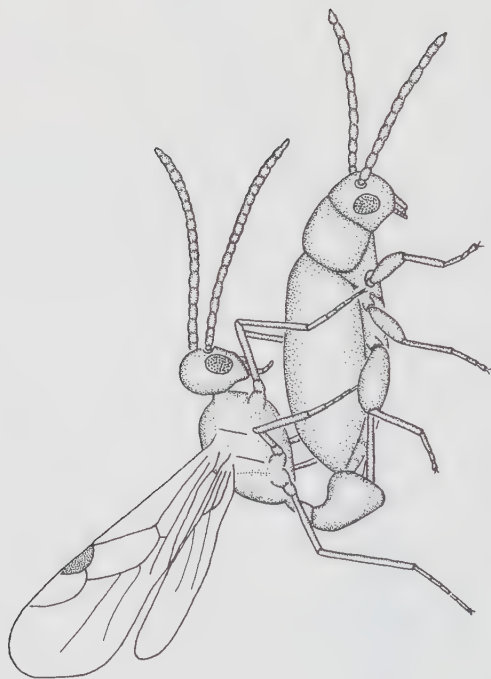


Abb. 170 : Parasitierungsverhalten von *Microctonus bicolor*.

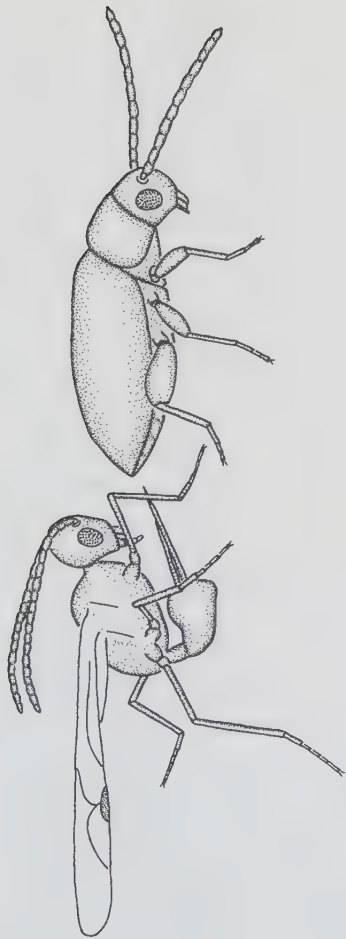


Abb. 171 : Parasitierungsverhalten von *Microctonus* Sp.Y und Sp.Z.

Im Fall von *M.bicolor* verläuft die Parasitierung im einzelnen folgendermaßen: Sobald das ♀ auf einen Käfer trifft, läuft es zunächst in kurzem Abstand eine Zeitlang hinter ihm her, ehe es plötzlich aufsteigt. Es klammert sich nun mit allen Beinen am Wirt fest oder stützt sich auch gelegentlich mit den hinteren Extremitäten am Boden ab. Dann biegt es das Abdomen seitlich unter den Hinterleib des Käfers und versucht in eine der letzten Intersegmentalhäute einzustechen. Die Flügel sind währenddessen hochgestellt und werden in Ausnahmefällen einmal ruckartig bewegt. Dieses Vorgehen der ♀♀ erinnert in vielem an das Verhalten, das die ♂♂ bei der Kopulation zeigen (s.S.251). Ein sofortiger und schneller Angriff des Parasiten auf den Käfer erfolgt nur dann, wenn dieser ein Lebenszeichen von sich gibt. Sitzt der Erdfloh dagegen völlig still oder bleibt nach kurzem Lauf plötzlich stehen, so zögert das *Microctonus*-♀ anzugreifen. In diesem Fall nähert es sich dem Käfer vorsichtig, läuft um ihn herum und betastet ihn mit den Fühlern. Häufig macht es auch Scheinattacken, indem es plötzlich auf den Erdfloh zuläuft und sich sofort wieder zurückzieht. Dieses Verhalten bringt den Käfer meistens dazu, sich zu bewegen, und dann steigt der Parasit sofort auf. Zum Teil bleiben die Erdflöhe aber auch weiterhin ruhig sitzen, und in diesem Fall lassen die Hymenopteren dann häufig von ihnen ab. Manchmal werden sie aber immer unruhiger und steigen schließlich dennoch auf, allerdings zunächst nicht immer in der richtigen Orientierung. Solch ein Fehler unterläuft ihnen dagegen nie bei aktiven Käfern. Eine Anlockung wird also auch durch stillsitzende Erdflöhe bewirkt, aber der eigentliche Auslöser für den Angriff und wohl auch für die Erkennung der richtigen Position ist die Bewegung des Käfers. Auch bei anderen *Microctonus*-Arten wurde beobachtet, daß ein Lebenszeichen des Wirtes eine wesentliche Voraussetzung für die Eiablage darstellt (NARAYANAN et al. 1960, LOAN und HOLDAWAY 1961, WALKER 1961, SMITH 1952). Genauere Untersuchungen über die einzelnen Auslöser, die für Anlockung und Angriff von Bedeutung sind, wurden am Beispiel von *Perilitus coccinellae* Schran

durchgeführt (WALKER 1961, RICHESON und DE LOACH 1972). Bei dieser Gattung, die mit *Microctonus* nahe verwandt ist, sind Größe, Farbe, Bewegung und Geruch wichtige Faktoren, während Form und Oberflächenbeschaffenheit keinen Einfluß haben.

Gegen den Angriff (das Aufsteigen) von *M. bicolor* zeigen die Käfer verschiedene Abwehrverhaltensweisen. Hierbei handelt es sich um Springen, Drehen, Wackeln und Putzen. Die Verteidigung durch Springen wird sehr häufig eingesetzt. Diese Reaktion erfolgt allerdings erst dann, wenn der Entomophage schon aufgestiegen ist. Da dieser sich fest anklammert, gelingt es dem Käfer meist nicht mehr, ihn abzuschütteln. Selbst wenn der Parasit während des Sprunges gegen Hindernisse gedrückt wird, oder wenn der Erdfloh nach dem Aufsetzen am Boden umfällt, läßt das *Microctonus*-♀ meistens nicht los. Sogar in Glasröhrchen, in denen die Hymenopteren beim Sprung des Käfers oft gegen die Wand gestoßen werden, gelingt es den Erdflöhen nur in 40% der Fälle, sich von den *Microctonus*-♀ zu befreien. Demnach bringt das Springvermögen, das charakteristisch für die Halticinen ist, keinen großen Vorteil bei der Verteidigung gegenüber den Parasiten. Die zweite oben erwähnte Abwehrmöglichkeit, das Drehen, kann auftreten nachdem oder bevor der Entomophage aufgestiegen ist. Im ersten Fall bleibt das Verhalten völlig erfolglos, da das *Microctonus*-♀ sich ohne Schwierigkeiten festzuhalten vermag. Anders dagegen, wenn das Drehen erfolgt, bevor der Parasit aufgestiegen ist. Manche Käfer orientierten sich dabei immer so, daß sie dem *Microctonus*-♀ gegenüberstanden. Dieses war dann nicht in der Lage, den Erdfloh von hinten zu besteigen und gab schließlich auf. Das dritte Abwehrverhalten, d.h. das Wackeln, wird ebenso wie das Springen erst dann eingesetzt, wenn der Parasit schon aufgestiegen ist und zuzustechen versucht. Der Erdfloh beginnt nun das Abdomen ruckartig hin und her zu bewegen, um das *Microctonus*-♀ auf diese Weise abzuschütteln. Das gelingt aber fast nie, da die Parasiten sich sehr fest anklammern. Dieses Verhalten stammt aus dem Funktionskreis der Kopulation und wird von paarungsunwilligen

♀♀ angewandt, um die ♂♂ abzuwehren. Gegenüber den Parasiten kann diese Verteidigungsart aber von beiden Geschlechtern benutzt werden, denn unter 6 daraufhin untersuchten Tieren befanden sich 2 ♀♀ und 4 ♂♂. Die vierte Verhaltensweise, das Putzen, richtet sich ebenfalls gegen Parasiten, die schon aufgestiegen sind. Der Käfer versucht hierbei, das *Microctonus*-♀ abzustreifen, indem er mit Mittel- oder Hinterbeinen am Abdomen entlangfährt. Dieses Verhalten stört den Parasiten in erheblichem Maße und hindert ihn daran, den Ovipositor einzuführen. Allerdings ist der Käfer oft nicht ausdauernd genug und gibt frühzeitig auf, so daß es dem *Microctonus*-♀ doch noch gelingt, ein Ei abzulegen. Immerhin sind die Erdflöhe aber in 71% der Fälle erfolgreich und können die Parasiten abstreifen. Vergleicht man nun die Häufigkeiten, mit denen diese vier Verhaltensweisen innerhalb einer Population von *P.undulata* auftreten, so stellt man sehr unterschiedliche Werte fest.

Tabelle 29 : Häufigkeit verschiedener Abwehrarten gegen
M.bicolor in einer Population von *P.undulata*

Abwehrart	Häufigkeit (%)
keine Verteidigung	9
Springen	81
Drehen	1
Wackeln	8
Putzen	1
Anzahl Käfer	87

Wie die Tabelle 29 zeigt, treten gerade die erfolgreichereren Verhaltensweisen, nämlich Putzen und Drehen, nur sehr selten auf. Einzelne Käfer benutzen durchaus nicht immer dieselben Verteidigungsarten, sondern bei mehreren Angriffen können sie verschiedene Abwehrmethoden verwenden. Versuchsreihen zeigten außerdem, daß eine Population sich nicht in

abwehraktive und abwehrträge Individuen aufspalten läßt, sondern daß die einzelnen Käfer je nach dem Versuchszeitpunkt anders reagieren. Vergleicht man nun aber das Verhalten bei verschiedenen Erdflöhenarten, so stellt man z.T. deutliche Unterschiede fest.

Tabelle 30 : Häufigkeit verschiedener Abwehrverhaltensweisen gegen *M.bicolor* bei *P.nemorum* und *P.undulata*

Phyllotreta-Art	Abwehrart				Zahl
	Springen	Drehen	Wackeln	Putzen	
undulata	89%	1%	7%	3%	105
nemorum	38%	5%	8%	49%	37

Wie die Tabelle 30 zeigt, überwiegen also bei den beiden untersuchten Phyllotreta-Arten jeweils andere Abwehrmethoden. Während *P.undulata* vor allem springt, verteidigt sich *P.nemorum* bevorzugt durch Putzen. Dies stimmt auch mit dem sonstigen Verhalten der beiden Arten überein. So stellt man z.B. beim Fang im Feld fest, daß die größere *P.nemorum* viel träger ist und seltener fortspringt als die kleinere und aktivere *P.undulata*.

Die beiden *Microctonus*-Arten *Sp.Y* und *Sp.Z* zeigen ein ganz anderes Eiablageverhalten als *M.bicolor*. Diese Parasiten besteigen die Käfer nicht, sondern bleiben neben dem Erdfloh stehen, biegen den Hinterleib zwischen den Beinen nach vorne und versuchen in weichhäutige Körperstellen einzustechen. Dabei werden die Flügel nicht aufgerichtet, sondern bleiben in Ruhestellung über dem Abdomen gefaltet. Die Fühler sind schräg nach hinten zurückgebogen (Abb.171). Wie im Fall von *M.bicolor* ist auch bei diesen Parasiten die Bewegung der Käfer der entscheidende Auslöser für die Eiablageversuche. Annäherung und Umbiegen des Abdomens können dagegen auch durch stillsitzende Erdflöhe hervorgerufen werden. Die Bewegung muß nicht unbedingt in Vorwärtslaufen bestehen, sondern schon

Putzen oder Fressen reichen als Auslöser aus. Die beiden letztgenannten Verhaltensweisen sind sogar günstiger für den Parasiten, da er bei schnell rennenden Käfern kaum eine Möglichkeit zum Zustechen findet. Im Gegensatz zu *M.bicolor* verhalten sich diese beiden *Microctonus*-Arten beim Parasitieren sehr zögernd und vorsichtig. Oft führen sie zunächst mehrere Scheinangriffe durch, ehe sie tatsächlich zustechen. Sie warten mit der Eiablage gewöhnlich solange, bis der Käfer sich zwar bewegt aber nicht zu schnell vorwärtsläuft. Dieses zögernde Verhalten spiegelt sich dann auch in der geringen Eizahl wieder, die bei Laborversuchen abgelegt wurden. Der Einstich dieser Parasiten kann an verschiedenen weichhäutigen Körperstellen erfolgen. Beide Arten, sowohl Sp.Y als auch Sp.Z greifen aber bevorzugt und zwar bei 78 - 89% der Käfer in der Kopf- und Halsschildregion an. Nur in 11 - 28% der Fälle konnten Eiablageversuche in die Abdomenspitze beobachtet werden. Auch bei anderen *Microctonus*-Arten wurde eine Bevorzugung bestimmter Körperregionen wie Kopf, Thoraxbereich oder Abdomenspitze festgestellt (LOAN und HOLDAWAY 1961, NARAYANAN et al. 1960, SMITH 1952, LOAN 1963, JOURDHEUIL 1960a).

Gegen die Parasiten der Arten Sp.Y und Sp.Z setzen die Käfer z.T. dieselben Abwehrverhaltensweisen ein wie gegen *M. bicolor*, nämlich Springen, Putzen, Drehen und außerdem noch Laufen. Allerdings verteidigen sich die Erdflöhe viel seltener, nämlich nur in 30% der Fälle, gegen die ♀♀ von Sp.Y und Sp.Z.

Neben der Parasitenabwehr durch besondere Verhaltensweisen, kommen bei den Erdflöhen auch noch physiologische Verteidigungsmechanismen vor. Hierbei handelt es sich um eine Abkapselung von Parasiteneiern und jüngeren Larven. Die Kapsel besteht aus einem inneren melanisierten Lager und einer hyalinen äußeren Schicht, deren Dicke bei 13 - 17 μ liegt (Abb. 172). Diese Abwehrreaktion tritt aber nur sehr selten auf, denn unter insgesamt 159 Eiern und 418 Junglarven wurden nur 2 bzw. 3 abgekapselte L₁ und Eier gefunden. Die Entomophagen sind also so gut an den Wirt angepaßt, daß sie nur in wenigen Fällen eine Verteidigungsreaktion der Hämolymphe

hervorrufen. Die physiologische Abwehr bietet demnach für die Phyllotreta-Arten keinen wirksamen Schutz gegen die Parasiten.



Abb. 172 : Abgekapseltes Ei von
Microctonus sp. 370 x

IV Wirte

Außer den bisher schon erwähnten morphologischen, biologischen und ethologischen Unterschieden zwischen den drei Microctonus-Arten aus Phyllotreta spp., bestehen auch noch Differenzen bezüglich des Wirtsspektrums. Die folgende Tabelle faßt die Resultate zusammen, die sich auf Grund von Sektionen und Zucht ergaben. Die schwarzen Phyllotreta-Arten konnten nicht immer getrennt werden, bevor die Parasiten schlüpften, da ihre Bestimmung einzeln unter dem Binokular vorgenommen werden muß und deshalb längere Zeit in Anspruch nimmt.

Tabelle 31 : Wirtsspektren der 3 *Microctonus*-Arten
aus *Phyllotreta* spp.

Phyllotreta-Art	Parasitenart		
	M.bicolor	Sp.Z	Sp.Y
armoraciae	1,4%	15,8%	60,7%
nemorum	0,7%	0	39,3%
undulata	72,8%	0	0
vittata	0,7%	36,8%	0
atra/cruciferae	8,8%	13,2%	0
verschiedene schwarze Arten	15,6%	34,2%	0
Anzahl Parasiten	147	76	28

Wie die Tabelle 31 zeigt, besitzen die drei *Microctonus*-Parasiten also etwas unterschiedliche, allerdings sich teilweise überlappende Wirtsspektren, deren Schwerpunkte bei jeweils anderen *Phyllotreta*-Arten liegen. So ist Sp.Y auf die beiden großen Erdflöhe *P.nemorum* und *P.armoraciae* spezialisiert, während Sp.Z *P.vittata* und *M.bicolor* *P.undulata* bevorzugt. Bei den schwarzen Erdflöhen kommen die beiden letztgenannten Arten dann gemeinsam vor. Alle drei *Microctonus*-Spezies weisen also in ihrem Wirtsspektrum eine oder mehrere *Phyllotreta*-Arten auf, die von den anderen Parasiten weitgehend gemieden werden und damit ein relativ konkurrenzfreies Wirtspotential darstellen. Auf diese Weise wird eine Einmischung erreicht. Den Literaturangaben zufolge soll *M. bicolor* auch noch in *Psylliodes*, *Phyllodecta*, *Chaetocnema* und *Aphthona* vorkommen, aber diese Nachweise sind möglicherweise z.T. auf Fehlbestimmungen zurückzuführen (SHENEFELT 1969). Aus eigenen Beobachtungen kann ich hierzu ergänzen, daß unter 167 *Microctonus* Parasiten, die von *Aphthona* spp. (5 Arten) aus dem Rheintal, Österreich und Ungarn stammten, keine *Microctonus bicolor* vertreten war.

Um die Feldbeobachtungen an den drei *Microctonus*-Arten zu ergänzen, wurden außerdem noch Eiablageversuche im Labor durchgeführt. Bei diesen Experimenten bot ich den Parasiten gleichzeitig dieselbe Anzahl Individuen verschiedener Käferarten an, um auf diese Weise ihre Präferenz zu ermitteln.

Tabelle 32 : Wirtswahlversuche mit *Microctonus* spp.

Phyllotreta- Art Microctonus- Art	nemorum	undulata	vittata	atra	Zahl
Sp.Y	89,7%	10,3%	0	0	39
Sp.Z	7,7%	17,6%	40,7%	34,1%	91
M.bicolor	1,1%	61,7%	12,7%	24,5%	355

Wie die Tabelle zeigt, stimmen also die im Labor ermittelten Präferenzarten mit denjenigen überein, die sich auf Grund von Zucht und Sektionsbefunden an feldgesammeltem Material ergaben. Während Sp.Z bevorzugt *P.vittata* und die schwarzen Arten (hier *P.atra*) parasitiert, greift Sp.Y vor allem *P.nemorum* an. *M.bicolor* befällt hauptsächlich *P.undulata*, aber auch Vertreter der schwarzen Arten werden akzeptiert. In weiteren Versuchen mit *M.bicolor* wurden dann drei verschiedene schwarze Erdflöhe angeboten und zwar *P.atra*, *diademata* und *cruciferae*. Unter diesen Bedingungen waren 69,7% der Eier in *diademata* zu finden, gegenüber 17,2% bzw. 13,1% bei *atra* und *cruciferae*. Im Verlauf dieser Eiablagetests stellte sich außerdem heraus, daß große Unterschiede zwischen den einzelnen Individuen von *M.bicolor* bestehen. So bevorzugten 2 der 19 ♀♀ in den obengenannten Wahlversuchen mit *P.undulata*, *vittata*, *atra* und *nemorum* die Art *P.atra* und nicht *P.undulata*. Bei den Tests mit den drei schwarzen Erdflöhen zeigten 2 der 7 Parasiten keine Präferenz für *P.diademata*. Hinsichtlich der hauptsächlich befallenen Wirtsart herrscht also eine gewisse Variabilität bei *Microctonus bicolor*. Einzelne ♀♀ können andere *Phyllotreta*-Arten bevorzugen als dies bei der Mehrheit

der Parasiten der Fall ist. Allerdings war die Präferenz bei keinem der untersuchten ♀♀ so ausschließlich, daß nicht auch Käfer der anderen angebotenen Arten parasitiert worden wären. Als Ursache für dieses unterschiedliche Verhalten einzelner Individuen käme neben einer genetischen Fixierung (Polymorphismus) möglicherweise auch eine, zumindestens teilweise Prägung auf den zuerst befallenen bzw. wahrgenommenen Wirt in Frage oder auch eine Fixierung auf die Käferart, in der der jeweilige Parasit sich entwickelt hat. Die Bedeutung der Prägung wurde schon bei anderen Hymenopteren nachgewiesen (THORPE 1938).

Das Vorhandensein bevorzugter oder weniger akzeptabler Phyllo-treta-Arten beeinflußt wohl auch die Nachkommenzahl der einzelnen ♀♀. Während *M.bicolor* bei Anwesenheit von *P.undulata* im Mittel 87 ± 60 Eier ablegt ($N=1999$), sinkt dieser Wert auf 30 ± 32 Eier ab ($N=799$), wenn nur schwarze Arten angeboten werden. Wegen der starken Schwankungen zwischen den Eizahlen der einzelnen ♀♀ ist der Unterschied allerdings nur mit 5% gesichert und darum nicht vorbehaltlos zu akzeptieren. Den Angaben einiger Autoren zufolge sollen manche *Microctonus*-Arten bevorzugt weibliche Wirte befallen (ELSEY 1967, KAUFMANN 1925). Wie die folgenden Zahlen zeigen, ergaben meine Untersuchungen bei *M.bicolor* dagegen keine signifikante Präferenz für ein Geschlecht der Wirte. So waren von 1596 ♀♀ 10,3% parasitiert, während der entsprechende Wert für die ♂♂ ($N=1719$) bei 11,7% lag.

Nach den Beobachtungen von ELSEY (1976) soll die Wirtswahl der *Microctonus*-♀♀ (hier *M.epitricis* Viereck) auch durch den Befall der Wirte mit anderen Parasiten beeinflußt werden. So kamen die Hymenopteren häufiger alleine als zusammen mit dem Nematoden *Howardula* sp. in den Käfern vor. Bei *M.bicolor* konnte ich dagegen kein entsprechendes Verhalten feststellen. Vielmehr treten die Hymenopteren auch in Käfern auf, die von *Howardula* befallen sind, und die Verteilung der beiden Entomophagen ist rein zufällig. Von insgesamt 1315 untersuchten Käfern der Art *P.undulata* waren 722 frei von *Microctonus* und

Howardula, 199 bzw. 330 von *M.bicolor* bzw. *Howardula* alleine parasitiert und 64 von beiden gemeinsam befallen.

Auch Mermithiden können zusammen mit *Microctonus* in einem Wirt auftreten.

V Phänologie

Bezüglich der Phänologie von *Microctonus* spp. ergaben die Beobachtungen in Österreich, dem Rheintal und der Schweiz folgenden Verlauf:

Die Parasiten überwintern als Larven des ersten Stadiums in der Leibeshöhle der adulten Käfer. Dies ist wohl die Regel bei Arten der Gattung *Microctonus*, aber in einigen Fällen wurde auch eine Überwinterung spät abgelegter Eier beobachtet (SMITH 1952, SPEYER 1925). Im nächsten Frühjahr, sobald die Käfer ihre Fortpflanzungsperiode beginnen, setzt gleichzeitig die Weiterentwicklung der Entomophagen ein. Diese Parallelität zwischen Geschlechtsreife der Wirte und Wachstum der Parasiten wird auch durch folgende Experimente deutlich. Behandelt man die Käfer mit Hormonen, um ihre Diapause zu beenden und die Gonadenentwicklung zu stimulieren, so wird dadurch gleichzeitig das Wachstum des Entomophagen induziert (ASCERNO 1975, NEAL et al. 1970).

Im weiteren Verlauf der jahreszeitlichen Entwicklung treten einige Unterschiede zwischen den drei *Microctonus*-Parasiten aus *Phyllotreta* spp. auf, so daß die Arten im folgenden getrennt behandelt werden.

Die ersten Imagines von *Sp.Z* erscheinen bereits Ende April, also relativ zeitig im Jahr. Dies bedeutet, daß die Larven ihre Wirte sehr früh, nämlich schon Anfang des Monats verlassen. Diese Parasiten, die im April und auch noch im Mai schlüpfen, befallen nun erneut Käfer aus der Generation der Überwinterer. Ihre Nachkommen erscheinen etwa Mitte Juni, da die Puppenruhe im Mai/Juni circa 3 Wochen dauert und die Entwicklung im Wirt ungefähr 2 Wochen in Anspruch nimmt (Abb.173).

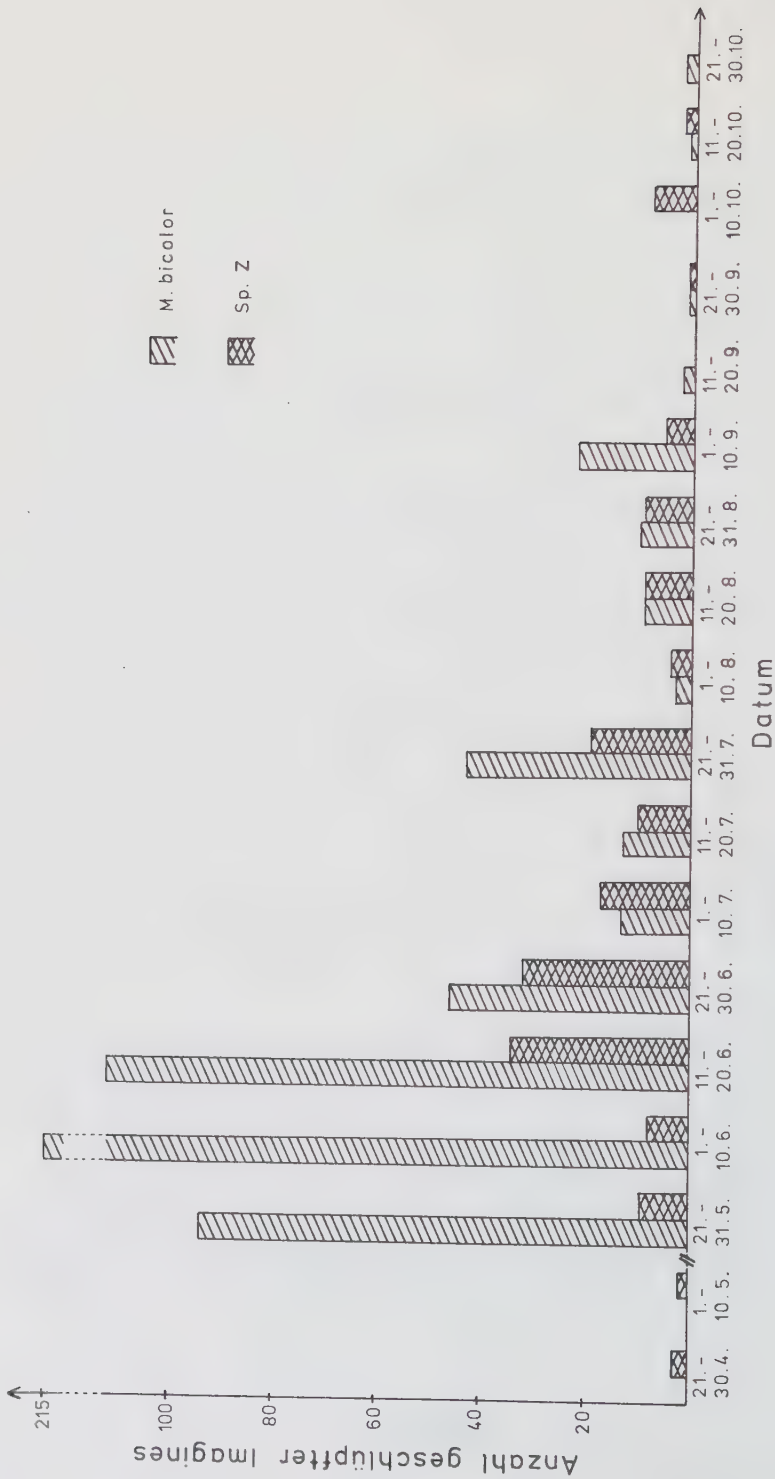


Abb. 173 : Schlüpfen der *Microctonus*-Imagines im Freiland (1975 - 77).

Diese Entomophagen parasitieren zum großen Teil wiederum alte Erdflöhe (Überwinterer). Spätgeschlüpfte Imagines können aber außerdem auch schon früh auftauchende Jungkäfer befallen. Die dritte Generation von *Microctonus* erscheint etwa ab Ende Juli. Sie parasitiert nun überwiegend Käfer der Sommergeneration, die je nach Art zu einem gewissen Prozentsatz in Ovarialdiapause bleiben. Ein Teil der Braconiden entwickelt sich in diesen Erdflöhen weiter und bildet im September die vierte Generation. Sie parasitieren erneut Jungkäfer, und möglicherweise entwickeln sich einige Hymenopteren auch weiter, da noch bis Mitte Oktober Adulte von *Microctonus* schlüpfen. Hierbei könnte es sich aber auch um sehr verzögert erscheinende Imagines der vorherigen Generation handeln. Bei Sp.Z treten also insgesamt 4 Generationen pro Jahr auf.

Für die Art Sp.Y liegen weniger Beobachtungen vor, da diese Parasiten seltener gezüchtet werden konnten. Aus den vorhandenen Ergebnissen wird aber doch ersichtlich, daß ihre Phänologie derjenigen von Sp.Z ähnelt. Die erste Generation erscheint ebenfalls Anfang Mai, aber die letzten Imagines schlüpfen schon Ende August. Dies ist durch das Verschwinden des einen Hauptwirtes, *P.nemorum*, bedingt, der bereits zu diesem frühen Zeitpunkt seine Winterquartiere aufsucht. In der anderen Wirtsart, *P.armoraciae*, die etwas später abwandert, wäre eine vierte Generation eventuell möglich. Im Rheintal war die Käferdichte aber zu gering, um diese Annahme durch genauere Untersuchungen bestätigen zu können.

Im Fall der dritten *Microctonus*-Art, also *M.bicolor*, nimmt die jahreszeitliche Entwicklung einen etwas anderen Verlauf (Abb. 173). Hier schlüpft die erste Generation später, nämlich erst gegen Ende Mai bis Anfang Juni. Diese Parasiten befallen nun erneut Altkäfer(Überwinterer), in denen sie sich weiterentwickeln können, so daß die neuen Imagines im Juli/August erscheinen. Diese ♀♀ parasitieren jetzt überwiegend Jungkäfer. Ein Teil der Hymenopteren entwickelt sich wohl auch weiter, da bis zum Ende des Oktobers noch weitere Imagines schlüpfen. Es liegen also 2 - 3 Generationen pro Jahr vor.

Alle drei *Microctonus*-Parasiten, die in Käfern der Gattung

Phyllotreta vorkommen, besitzen also mehrere Generationen pro Jahr. Auch SMITH (1952) zitiert verschiedene Beispiele von Perilitus und Microctonus-Arten, deren Nachkommen sich in demselben Jahr erneut fortpflanzen. Nach LOAN (1967) ist jedoch für die Gattung Microctonus eine Generation pro Jahr die Regel, so daß die von mir untersuchten Arten eine Ausnahme darstellen.

Zur Erläuterung von Abbildung 173 muß noch ergänzt werden, daß die Höhe der Säulen nicht in allen Fällen als Maß für die Häufigkeit der Individuen in der jeweiligen Generation anzusehen ist. Da von den einzelnen Fundorten während eines Jahres nicht genügend Parasiten gezüchtet werden konnten, um eine graphische Darstellung zu ermöglichen, wurden die Ergebnisse mehrerer Fangstellen und Jahre addiert. Weil die Befallsraten verschiedener Fundorte aber z.T. sehr unterschiedlich sind, kann dadurch bewirkt werden, daß die eine oder andere Säule höher oder niedriger ausfällt. Dieser Effekt dürfte sich aber über die Gesamtheit der Fundorte und die Dauer von 3 Jahren weitgehend ausgleichen. Wesentlicher ist die Tatsache, daß im Frühjahr Massensammlungen in Österreich durchgeführt wurden, wo zu diesem Zeitpunkt leicht größere Zahlen von Käfern gefangen werden konnten. Später in der Saison wurden dann im Rheintal und in der Schweiz insgesamt geringere Mengen von Erdflöhen gefangen, so daß schon von daher die Zahl der gezüchteten Microctonus-Imagines kleiner ist. Allerdings schlüpft gegen Ende des Jahres tatsächlich ein immer geringerer Anteil der Parasiten, da ein gewisser Prozentsatz als L_1 im Wirt in Diapause bleibt. In Abb. 174 ist dargestellt, wie sich das Verhältnis von alten und jungen Larven bzw. Eiern bei *M. bicolor* im Verlauf des Jahres verändert. Zu Beginn der Saison ist der Anteil an Altlarven sehr hoch, weil sich die überwinterten Tiere weiterentwickelt haben, während andererseits noch keine Eiablage durch neugeschlüpfte Imagines erfolgt ist. Später verschiebt sich das Verhältnis zugunsten der jüngeren Stadien, da ein Teil der Larven als L_1 in Diapause geht und von den neuen Parasiten-Generationen weiterhin Eier abgelegt werden. Ende

September sind schließlich überhaupt keine älteren Stadien mehr vorhanden.

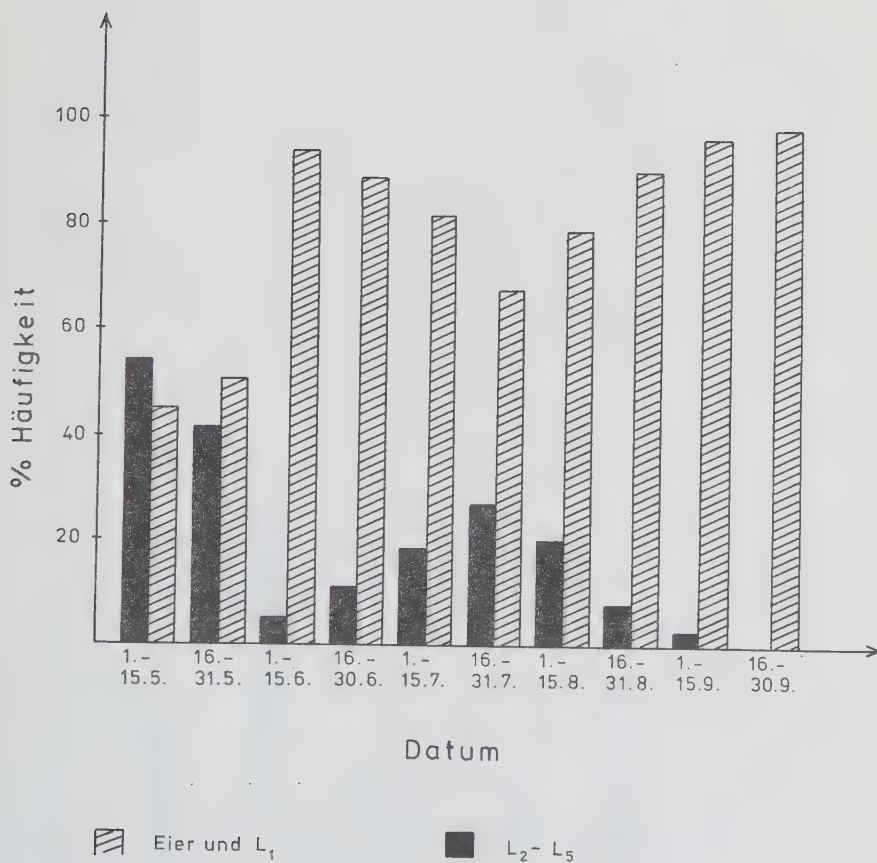


Abb. 174 : Änderung des Zahlenverhältnisses zwischen älteren Larven und Eiern bzw. Junglarven von *M. bicolor* im Verlauf des Jahres.

Der zeitliche Unterschied zwischen dem Auftreten der ersten Imagines von *Sp.Z* und *M.bicolor*, der während des Frühjahrs im Freiland beobachtet wurde (Abb. 173), ließ sich auch bei Laborversuchen bestätigen. Wenn Käfer, die unter natürlichen Temperaturbedingungen in Gefangenschaft überwintert hatten, im Frühjahr ins Labor geholt wurden, schlüpfte die *Microctonus*-Art *Sp.Z* vor *M.bicolor* (Abb. 175). Außerdem ergab sich noch ein Unterschied hinsichtlich des Anteils der Parasiten, die schon im Herbst oder erst im darauffolgenden Frühjahr aus den im August gefangenen Käfern schlüpften. So erschienen bei *Sp.Z* 56,3% noch im Herbst, während die restlichen 43,7% im nächsten Frühjahr auftraten. Bei *M.bicolor* lagen die entsprechenden Zahlen dagegen bei 9,5%(Herbst) und 90,5% (Frühjahr) ($P < 1\%$). Das Schlüpfen der Adulten von *Sp.Z* beginnt also einerseits zeitiger im Jahr als bei *M.bicolor*, und andererseits ist auch der Anteil an später erscheinenden Imagines höher als bei der letztgenannten Art.

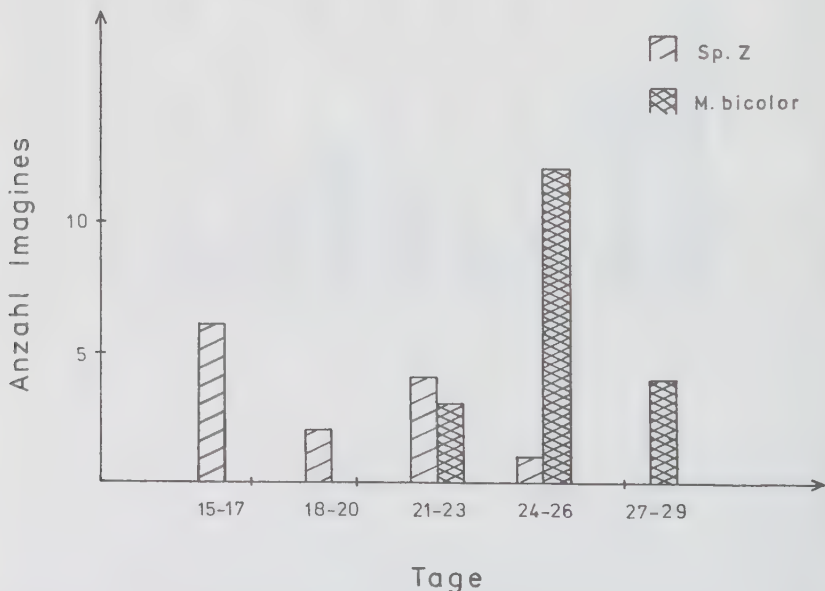


Abb. 175 : Schlüpfen der Imagines von *M.bicolor* und *Sp.Z* im Labor. Als Bezugspunkt für die Berechnung der Tage wurde dasjenige Datum (7.2.) gewählt, an dem die Käfer aus dem Winterquartier ins Labor zu 23° 16 Std. Licht geholt wurden.

VI Abundanz

Parasiten aus der Gattung *Microctonus* wurden in allen untersuchten Gebieten, also sowohl im östlichen Teil (Polen, Ostösterreich und Kärnten) als auch in Norddeutschland, im südlichen Rheintal und in der Schweiz festgestellt. In der Literatur liegen außerdem auch noch Nachweise aus Rußland vor (PYATAKOVA 1928). Kontrollen, die an 61 verschiedenen Fundorten zu unterschiedlichen Jahreszeiten durchgeführt wurden, ergaben folgende Parasitierungsraten:

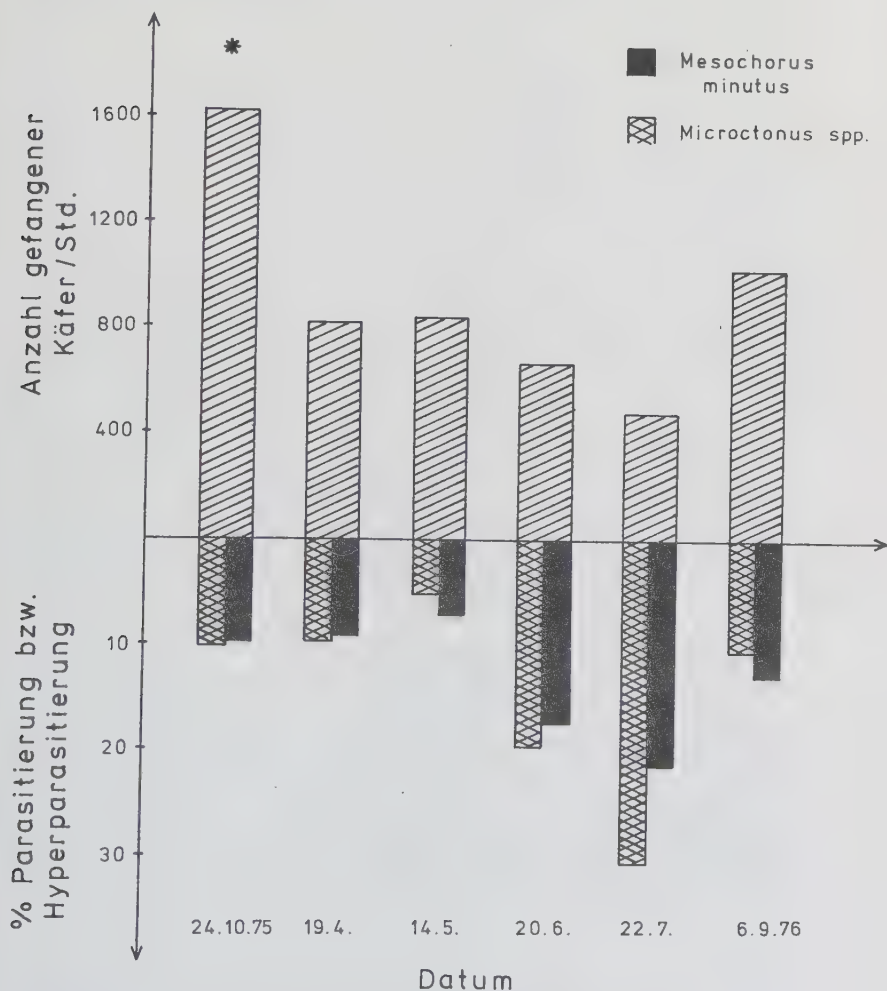
Tabelle 33 : Parasitierung von *Phyllotreta* spp. durch *Microctonus* spp.

Parasitierungsrate (%)	Anteil Fundorte (%)
0	16,4
0,1 - 10	63,9
10,1 - 20	9,9
20,1 - 30	4,9
> 30	4,9

Im Verlauf des Jahres bleibt die Höhe der Parasitierungsrate an einem Fundort nicht konstant, sondern ist gewissen Schwankungen unterworfen. Im allgemeinen liegt der Befall im Frühjahr und Herbst niedriger als während der Sommermonate, wo in Einzelfällen Höchstwerte von bis zu 60% erreicht wurden. Will man den Verlauf der Parasitierung an einem Fundort über längere Zeit hinweg verfolgen, so stößt man auf einige Schwierigkeiten, die schon im Kapitel 5.2.1. über *Howardula* erwähnt wurden. In denjenigen Fällen, in denen eine längerfristige Beobachtung möglich war, ergab sich folgendes Bild: Während des Winters, den die Parasiten als L_1 in ihren Wirten verbringen, sind die Befallsraten in der Regel niedrig und gehen nicht über 20% hinaus. Meist liegen sie sogar unter 10%. Nach den Beobachtungen von KAUFMANN (1925) und JOURDHEUIL (1960a) steigt der Anteil an parasitierten Käfern im zeitigen Frühjahr, bald nach dem Erscheinen der ersten Erdflöhe, zunächst an, um dann

allmählich wieder abzunehmen. Dies ist darauf zurückzuführen, daß die befallenen Tiere ihr Winterquartier früher verlassen als die gesunden Erdflöhe. Später, wenn die anderen Käfer ebenfalls erscheinen, gleicht sich die erhöhte Rate dann wieder aus. Diesbezügliche Beobachtungen habe ich nicht durchgeführt, da die entsprechenden Untersuchungen durch niedrige Parasitierungsraten, geringe Käferdichte und wechselnde Verteilung der Erdflohpopulationen stark erschwert wurden. Im Verlauf des Frühjahrs nimmt die Parasitierungsrate dann etwas ab, da die Altlarven ihre Wirte verlassen, während andererseits keine Eier abgelegt werden, da die neuen Imagines noch nicht geschlüpft sind. Ein Anstieg des Befalls tritt dann bei *M.bicolor* im Verlauf des Juni auf, wenn die neue Generation der Parasiten erscheint und Altkäfer (Überwinterer) befällt, deren Zahl schon etwas zurückgegangen ist. Die Höhe und Schnelligkeit dieses Anstiegs können sehr unterschiedlich ausfallen, da sie unter anderem davon abhängen, wie gedrängt das Schlüpfen der Imagines erfolgt. Dies wiederum ist durch die Witterungsverhältnisse bedingt. Eine erneute Zunahme der Parasitierungsrate kann dann noch einmal im Juli/August auftreten, wenn die zweite Generation von *Microctonus* erscheint. Zu diesem Zeitpunkt werden fast ausschließlich Käfer der Sommergeneration befallen. Die Parasitierungsrate kann in dieser Generation aber auch gleichbleiben oder sogar zurückgehen. Dies dürfte unter anderem auf klimatische Bedingungen, Entwicklung und Wanderverhalten der Käfer sowie auf den Einfluß verschieden hoher Hyperparasitierungsraten zurückzuführen sein. (Zu den Hyperparasiten s.Kapitel 5.4.3.). Im Herbst, wenn die Käfer vorwiegend in Rapsfeldern auftreten, sind die Befallsstärken dann in der Regel wieder niedriger. Dies ist einmal dadurch bedingt, daß die Jungkäfer jetzt vollzählig erschienen sind, so daß sich die Parasiten auf eine größere Anzahl von Wirten verteilen. Außerdem folgen die Hymenopteren den Käfern möglicherweise nur in begrenztem Umfang auf ihren Wanderungen zu den Rapsfeldern, da die Parasitierungsrate bei Populationen, die auf Kohlläckern zurückgeblieben sind, im Herbst noch weiter ansteigen kann. Darüberhinaus kommt noch hinzu, daß die Hyperparasitierungsraten im

Sommer z.T. stark ansteigen und dann sogar bis zu 50% ausmachen können. Dadurch wird die *Microctonus*-Population unter Umständen stark reduziert. In Abb. 176 ist der Parasitierungsverlauf während eines Jahres stellvertretend am Beispiel eines Fundortes dargestellt.



* Netzfang; darum nicht direkt vergleichbar mit dem Aspiratorfang zu den anderen Zeiten

Abb. 176: Änderung des Befalls von *Phyllotreta* spp. durch Parasiten (*Microctonus* spp.) und Hyperparasiten (*Mesochorus minutus*) im Verlauf des Jahres.

VII Effekt auf den Wirt

Der Befall der Erdflöhe mit *Microctonus*-Parasiten beeinflusst vor allem innere physiologische Vorgänge der Wirte, während äußere morphologische Veränderungen kaum in Erscheinung treten. Nur gegen das Ende der Entwicklungszeit, wenn die Hymenopteren-Larve ihre maximale Länge erreicht hat, wird das Abdomen der Käfer stark vergrößert und die Erdflöhe beginnen sich schwerfällig zu bewegen. Diese Phänomene sind aber kein sicheres Zeichen für einen Befall durch *Microctonus*, da sie auch bei legereifen ♀♀ mit vielen Eiern auftreten können.

Laut Literaturangaben sollen die Parasiten einen gewissen Einfluß auf die Phänologie der Käfer ausüben. So beobachtete KAUFMANN (1925), daß parasitierte Erdflöhe das Winterquartier früher verlassen und später aufsuchen als gesunde Tiere. Auch JOURDHEUIL (1960a) stellte bei den Curculioniden *Ceuthorrhynchus* spp. fest, daß befallene Individuen die Diapause eher beenden. Dasselbe soll ebenfalls für *Phyllotreta* spp. gelten. Bei diesen Käfern konnte er allerdings nur geringe Unterschiede feststellen, da die Parasitierungsraten zu niedrig waren. In meinem Untersuchungsgebiet im Rheintal und der Schweiz war der Befall im Frühjahr im allgemeinen zu gering, um genauere Vergleiche zu ermöglichen, so daß ich die oben genannten Befunde nicht nachprüfen konnte.

Der wichtigste Einfluß, den die Parasiten auf ihre Wirte ausüben, betrifft die Lebensdauer und die Reproduktionskapazität der Käfer. Vergleicht man z.B. den Reifezustand unparasitierter und parasitierter Erdflöhe im Freiland, so stellt man einen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Gruppen fest. Schon das Vorhandensein einer L₁ übt einen gewissen Einfluß auf die Fortpflanzungsfähigkeit der Käfer aus, während ältere Larven die Eibildung dann völlig unterbinden.

Tabelle 34 : Reifezustand parasitierter und unparasitierter Käfer von *P.undulata*

Reifezustand	unparasitiert	parasitiert von L_1	parasitiert von L_{3-5}
reif	67,2%	51,0%	0%
unreif	32,8%	49,0%	100%
Anzahl	244	49	12

Bei ergänzenden Laboruntersuchungen, die an überwinterten Käfern durchgeführt wurden, ergaben sich analoge Resultate. Unparasitierte ♀♀ von *P.undulata* legten im Mittel 28 Eier ($N=134♀♀$), während parasitierte Käfer in demselben Zeitraum nur 4 Eier produzierten ($N=10♀♀$) ($P<0,1\%$). Auch von verschiedenen anderen *Perilitus* und *Microctonus*-Arten ist bekannt, daß sie ihre Käferwirte kastrieren oder zumindest deren Eizahl herabsetzen (BERTRAN, FABRE und JOURDHEUIL 1970, DOMENICHINI 1953, ELSEY 1976, FREEMAN 1967, JOURDHEUIL 1960a, LOAN und HOLDAWAY 1961, LOAN und LLOYD 1974, SMITH 1952, JACKSON 1928, SPEYER 1925).

Die Parasiten beeinflussen aber nicht nur die Reproduktionsfähigkeit, sondern auch die Lebensdauer der Käfer. Der Wirt stirbt in der Regel kurze Zeit, d.h. spätestens innerhalb eines Tages, nachdem die *Microctonus*-Larve ihn verlassen hat. Zwar werden lebenswichtige Organe im allgemeinen nicht zerstört, aber der Fettkörper und damit alle Reservestoffe sind verbraucht. Außerdem hat die *Microctonus*-Larve ein großes Loch in die Körperwand gerissen, durch das Hämolymphe verloren geht und Krankheitskeime eindringen können. Ein entsprechender Verlauf und Effekt des Parasitismus wurde auch an anderen *Perilitus* und *Microctonus*-Arten beobachtet (DOMENICHINI 1953, JOURDHEUIL 1960a, LOAN und LLOYD 1974, WALKER 1961, SMITH 1952, SPEYER 1925, LOAN und HOLDAWAY 1961, SMITH 1960, DREA 1968b).

VIII Eignung für die biologische Bekämpfung

Will man die Eignung von *Microctonus* spp. für die biologische Bekämpfung der Erdflöhe beurteilen, so gilt es zunächst, den Einfluß des Entomophagen auf Einzelindividuen und Population der Käfer abzuschätzen. Die Auswirkungen des Parasitismus auf den jeweiligen Wirt wurden bereits im vorangehenden Abschnitt erwähnt. Schon durch das Vorhandensein einer L_1 wird die Fertilität der Käfer etwas herabgesetzt, während die Anwesenheit älterer Larvenstadien dann jegliche Eibildung verhindert. Schließlich, gegen das Ende der Entwicklungszeit, wird der Erdfloh beim Schlüpfen der Hymenopterenlarve abgetötet (s. oben). Die Parasiten üben also einen starken schädigenden Einfluß auf die Käfer aus und sind so gut an deren Physiologie angepaßt, daß sie kaum Abwehrreaktionen in Form von Abkapselungen hervorrufen (s.S.262). Günstig für die biologische Bekämpfung wirkt sich ferner aus, daß der Parasit als Larve in den imaginalen Erdflöhen lebt und somit von diesen bei Wanderungen weiter verbreitet wird. Auch bei Neubesiedlung können die Entomophagen also sofort von der Gründerpopulation mit eingeschleppt werden. Dadurch ist die Dispersion der Hymenopteren sehr erleichtert. Dementsprechend treten die Entomophagen, ebenso wie die Erdflöhe, in verschiedenen Gebieten Europas und in unterschiedlichen klimatischen Bereichen auf. Weniger günstige Verhältnisse liegen im Hinblick auf die Parasitierungsraten vor. In meinem Untersuchungsgebiet erreichten die Befallsquoten häufig nur ein relativ niedriges Niveau. Allerdings wurden z.T. auch Werte von bis zu 60% beobachtet, so daß die Parasiten unter günstigen Bedingungen in der Lage sind, einen erheblichen Teil der Käferpopulation zu vernichten. JOURDHEUIL (1960a) stellte in Frankreich sogar Parasitierungsraten von bis zu 100% fest. Diese hohen Werte sind aber nicht nur auf eine Zunahme der Entomophagenzahl zurückzuführen, sondern beruhen auch auf einem Rückgang der Käferpopulation. Zudem werden diese bedeutenden Befallsraten erst im Sommer und nicht schon im Frühjahr zur Hauptfortpflanzungszeit der Erdflöhe erreicht. Die erste Generation von *Microctonus*, die in den Käfern überwintert, ist nämlich zahlen-

mäßig meist gering, so daß nur wenige Erdflöhe getötet werden, während viele mit der Eiablage beginnen. Die nächsten Parasitengenerationen können dann zwar einen höheren Prozentsatz der Käfer befallen, aber diese haben inzwischen schon einen Teil ihrer Eier abgelegt. Zudem wird der Effekt der Entomophagen auch oft durch die Hyperparasiten negativ beeinflusst, so daß der Befall allgemein niedrig bleibt. (Zu den Hyperparasiten s. Kapitel 5.4.3.). Günstigere Bedingungen für die *Microctonus*-Arten würden sich also in vielen Fällen dann ergeben, wenn der Hyperparasit *Mesochorus minutus* nicht vorhanden wäre. Er erreicht nach meinen Beobachtungen z.T. Befallsraten von bis zu 50%, während JOURDHEUIL (1960a) in seinem Untersuchungsgebiet sogar Werte von maximal 100% feststellte. Wie neuere Untersuchungen zeigen, ist der Hyperparasit *Mesochorus minutus* auch in einigen Gegenden Kanadas (Ontario) vorhanden (LOAN 1967). In anderen Gebieten (Manitoba) fehlt er dagegen (WYLIE, persönliche Mitteilung). Dort könnten sich *Microctonus*-Populationen also ungehindert entfalten.

Trotz der oben erwähnten Einschränkungen sind die *Microctonus*-Arten im Parasitenkomplex der Erdflöhe dennoch diejenigen Entomophagen, die den größten Einfluß auf die Population der Käfer ausüben. Will man nun diese Braconiden für eine biologische Bekämpfung in Kanada einsetzen, so gilt es zunächst, die am besten geeignete Art bzw. Arten auszuwählen. In Kanada wird der meiste Schaden durch den Erdfloh *P. cruciferae* verursacht, der aus Europa eingeschleppt wurde. Aber auch eine andere europäische Art, *P. vittata*, erreicht teilweise größere Bedeutung. Somit erweist sich Sp.Y als ungeeignet für eine Bekämpfung der Schädlinge in Kanada, da sie bevorzugt *P. armoraciae* und *P. nemorum* befällt. Die zwei anderen *Microctonus*-Arten, *M. bicolor* und Sp.Z, kommen beide auf *P. cruciferae* vor, aber dieser Erdfloh stellt nicht ihren einzigen oder bevorzugten Wirt dar. Vielmehr ist *M. bicolor* vor allem in *P. undulata* anzutreffen, während Sp.Z häufig in *P. vittata* vorkommt. Bei Abwesenheit bzw. auch bei Anwesenheit der Hauptwirte befallen die Parasiten aber ebenfalls andere Erdfloharten, so daß eine Anpassung an ein verändertes Wirtsspektrum in Kanada

möglich erscheint. Wie Beobachtungen bei einem anderen Vertreter der Gattung *Microctonus*, nämlich *M.vittatae* Mues. aus Nordamerika zeigten, kommt es sogar vor, daß völlig neue, nicht indigene *Phyllotreta*-Arten angenommen werden. Dieser Parasit war ursprünglich nur in einheimischen (nordamerikanischen) Erdflöhen wie *P.bipustulata* und *P.zimmermanni* zu finden. Nachdem aber *P.cruciferae*, *vittata* und *aerea* aus Europa eingeschleppt worden waren, begann der Entomophage allmählich auch die beiden erstgenannten Arten anzugreifen (SMITH und PETERSON 1950). Allerdings sind die Parasitierungsraten an den nordamerikanischen Erdflöhen wesentlich höher und erreichen z.B. bei *P.zimmermanni* Crotch 64 - 70%, während die entsprechenden Werte für *P.cruciferae* nur bei 10 - 16% liegen (LOAN 1967). Die indigene *Microctonus*-Art kann also gegen die eingeschleppten Käfer nicht optimal wirksam werden, da die Anpassung noch nicht weit genug fortgeschritten ist.

Im Fall der beiden europäischen *Microctonus*-Arten, die für eine Bekämpfung in Frage kämen, ergeben sich nun in der Praxis folgende Probleme. Die Häufigkeit des Parasiten Sp.Z ist meistens so gering, daß alleine durch den Fang befallener Käfer kaum genügend Material gesammelt werden kann. Die Laborzucht bereitet ebenfalls Schwierigkeiten, da die Parasiten-♀♀ in Gefangenschaft im Mittel nur 14 Eier legen. Die Art *M.bicolor* ist dagegen im Freiland viel häufiger zu finden und erreicht höhere Parasitierungsraten. Die Ausgangslage für eine Vermehrung im Labor ist ebenfalls günstiger, da die ♀♀ im Mittel 87 Eier ablegen. Trotzdem ergeben sich auch hier erhebliche Schwierigkeiten. Diese betreffen unter anderem die Zucht von Parasiten aus feldgesammelten Käfern. Vergleicht man nämlich die Befallsraten, die sich auf Grund von Sektionsbefunden bzw. der Zahl geschlüpfter *Microctonus*-Imagines ergeben, so stellt man eine starke Diskrepanz fest. In der Zucht erscheinen nur 1 - 35% der theoretisch zu erwartenden Parasitenzahlen. Einer der Gründe hierfür ist die Mortalität, die im Kokonstadium auftritt. Diese variiert von Population zu Population und in Abhängigkeit von den jeweiligen Umweltbedingungen. Die Kokonmortalität kann aber nicht die Hauptursache für die schlechten Zuchterfolge sein, da sie normalerweise weniger als 30% ausmacht.

Der Unterschied beruht vielmehr vor allem darauf, daß nur ein geringer Prozentsatz der laut Sektionsbefunden vorhandenen Parasitenlarven auch tatsächlich schlüpft. So ergaben sich z.B. an einem Fundort, wo noch sehr günstige Verhältnisse vorlagen, folgende Werte:

Parasitierungsrate ermittelt auf Grund von Sektionen	:	17%
" " " " von schlüpfenden		
Larven	:	8%
" " " " von schlüpfenden		
Imagines	:	6%

Die Untersuchung der Altersstruktur der Parasitenlarven ergab an diesem Fundort bei Sektionen kurz nach dem Fang der Käfer einen sehr hohen Prozentsatz (42,5%) älterer Stadien (L_2 - L_5). Dieser Wert entspricht ungefähr dem Anteil der geschlüpften Microctonus-Larven, der bei 47% der Gesamtpopulation lag. Auch in anderen Fällen konnte ein Zusammenhang zwischen dem Prozentsatz älterer Parasitenstadien in frisch gefangenen Käfern und dem Anteil der schlüpfenden Larven festgestellt werden. So lassen sich die besten Zuchterfolge im Frühjahr, kurz nach dem Verlassen des Winterquartiers, erreichen, wenn viele Altlarven vorhanden sind. Später werden die Resultate meist schlechter, da der Prozentsatz an Eiern und L_1 ansteigt. Dies gilt auch dann, wenn man nur Altkäfer (Überwinterer) berücksichtigt, in denen keine Diapause der Microctonus-Larven auftreten sollte. Dementsprechend ergeben sich ebenfalls sehr ungünstige Resultate, wenn Erdflöhe im Labor parasitiert werden. Zwar betrugen die Befallsraten bis zu 67%, aber nur 1% der Imagines schlüpfte, obwohl es sich bei den Wirten um Käfer der Überwinterergeneration handelte, die ihre Geschlechtsreife erreicht hatten. Diese Verhältnisse entsprechen nicht der Situation im Freiland, da dort zu demselben Zeitpunkt bis zu 25% Altlarven vorhanden waren und ein entsprechend hoher Anteil an schlüpfenden Imagines zu erwarten ist. Ein wesentlicher Unterschied zwischen den beiden Erdflohpopulationen im Freiland und im Labor besteht nun hinsichtlich des Reifezustandes der Käfer. Während nämlich beim Feldmaterial im Juni bis zu 90% der ♀♀ Eier enthielten, lag dieser Wert für die

Erdföhe, die seit Mitte Mai in Gefangenschaft gehalten worden waren, bei nur 2%. Holt man nun Käfer im Juni vom Freiland ins Labor, so geht der Anteil der reifen ♀♀ schnell zurück. Beispielsweise sank ihre Zahl in einem untersuchten Fall innerhalb der ersten 4 Tage auf 67% ab und verringerte sich im Verlauf der nächsten Woche bis auf 16%. Die Käfer legen also die vorhandenen und weitgehend fertig entwickelten Eier ab, aber sie bilden dann im Labor kaum mehr neue Eier nach. Dies ist offensichtlich eine Reaktion auf die ungünstigeren Lebensbedingungen, die die Käfighaltung mit sich bringt. Vor allem dann, wenn sich viele Erdföhe gemeinsam in einem Behälter befinden, zeigen sie eine gesteigerte Aktivität. Sie laufen und springen sehr häufig, da ein hüpfender Käfer meist eine Kettenreaktion auslöst. Nur ein geringer Teil der Erdföhe sitzt jeweils auf den Pflanzen und frißt, während die meisten anderen an Deckel und Wänden des Käfigs zu finden sind. Durch diese erhöhte Aktivität und das geänderte Verhalten verschlechtert sich wohl die Ernährungslage, was wiederum Auswirkungen auf den physiologischen Zustand und die Eientwicklung mit sich bringt. Möglicherweise wird aber auch die Hormonproduktion beeinflusst. Anscheinend wirken sich diese Veränderungen im Stoffwechsel der Käfer hemmend auf die Parasiten aus. Ein Teil scheint darum auf der Altersstufe der L_1 zu bleiben, also auf dem Stadium, in dem auch die Winterdiapause verbracht wird. Ein solcher Mechanismus wäre biologisch sinnvoll, da der schon geschwächte Wirt auf diese Weise nicht noch weiter durch das Wachstum der Parasiten belastet wird und dadurch unter Umständen vorzeitig stirbt. Um eine Möglichkeit zu finden, die negativen Auswirkungen der Käfighaltung zu verringern, wurden verschiedene Zuchtbedingungen im Versuch getestet. Die eine Methode bestand darin, daß Käfer bei gleichbleibenden Temperaturen von $17,5^{\circ}$, 20° und 23° sowie 16 Std. Licht paarweise in Glasröhrchen gehalten wurden (s. Kapitel 3.4.2.). Auch unter diesen Voraussetzungen legten nur 16% der Erdföhe mehr als 30 Eier ab. Andere Mitarbeiter des Instituts testeten dann später noch weitere unterschiedliche Zuchtbedingungen. Folgende Parameter wurden hierbei variiert: normale Tageslänge von Juni und Juli bzw. 17 Std. Licht, 18 -

22° bzw. konstante Temperaturen von 23°, diffuses Tageslicht, direktes Sonnenlicht und Neonröhren. Außerdem wurden verschiedene Futterpflanzen (Kohl, Senf, Raps) unterschiedlicher Altersstufen einschließlich Keimlingen angeboten. Weiterhin variierte die Anzahl der Erdflöhe pro Käfig zwischen 50 und 500. In keinem dieser Fälle ergaben sich signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Proben. Eine Verbesserung der Situation läßt sich nur dadurch erreichen, daß man die Erdflöhe in großen Käfigen (etwa 120 x 70 x 90 cm) im Freiland hält. Bei entsprechenden Versuchen im Juli stieg der Anteil reifer ♀♀ innerhalb von 15 Tagen nach dem Einsetzen in die Feldkäfige von 8 auf 75% an, während er in der Laborkontrolle auf 0% sank. Eine analoge Situation ergab sich auch im Fall der Parasiten, die sich, wie schon erwähnt, im Labor sehr schlecht entwickeln. Während dort nur 22% der Microctonus-Larven über das Stadium der L₁ hinausgekommen waren, lag dieser Anteil in Erdflöhen aus dem großen Käfig bei 70%.

Um größere Parasitenzahlen zu erhalten, ist neben dem Fang befallener Käfer im Freiland auch eine Vermehrung der Hymenopteren in Gefangenschaft notwendig. Die oben erwähnten Faktoren bringen aber erhebliche Schwierigkeiten für die Laborzucht mit sich. Auch die Verwendung von großen Freilandkäfigen erwies sich als problematisch, da ein beträchtlicher Teil der Käfer entkam. Unter diesen Bedingungen findet aber eine Weiterentwicklung der Parasiten statt, so daß eine Zucht möglich wäre, wenn die Freilandkäfighaltung verbessert werden könnte.

5.4.3. HYPERPARASITEN

ICHNEUMONIDAE

Mesochorus minutus SZEPL. (= Mesochorus phyllotretae
Jourdh.)

Die Braconiden aus der Gattung Microctonus, die in den adulten Erdflöhen parasitieren, werden nun ihrerseits von einer weiteren Hymenopteren-Art aus der Familie der Ichneumonidae befallen. Es handelt sich hierbei um Mesochorus minutus Szepl. (= phyllotretae Jourdh.), der zur Unterfamilie der Mesochoriinae gehört. Die Vertreter dieser Gruppe sind größtenteils Hyperparasiten in Larven der Braconidae, Ichneumonidae, Tachinidae und seltener Chalcididae (JOURDHEUIL 1957). Die Spezies Mesochorus minutus befällt verschiedene Microctonus-Arten, die in Käfern aus der Unterfamilie der Halticinae vorkommen. So sind beispielsweise P. atra, nemorum, nigripes, undulata, vitula (JOURDHEUIL 1957), P. zimmermani (LOAN 1967b) und Aphthona sp. (JOURDHEUIL 1960a) als Wirte bekannt. Hier liegt also, ähnlich wie bei der Mehrzahl der anderen Hymenopteren-Parasiten von Phyllotreta, ebenfalls eine Spezialisierung auf einen bestimmten Lebensformtypus vor, nämlich Microctonus-Larven, die in einer Halticinen-Art parasitieren.

Der Entwicklungszyklus von Mesochorus minutus verläuft nach meinen Beobachtungen folgendermaßen: Die Ichneumoniden-♀♀ legen ihre Eier direkt in die Primärparasitenlarven ab, die sich in der Leibeshöhle der adulten Käfer befinden. Das erste Stadium von Microctonus wird bevorzugt angestochen. Schon belegte Wirte werden offensichtlich nicht erkannt, da gelegentlich auch Mehrfachparasitierungen vorkommen können. Die Eier, die zunächst sehr klein sind und intrauterin nur $126 \mu \times 28 \mu$ messen ($N=19$) (Abb. 177), nehmen im Laufe der Entwicklung erheblich an Größe zu und erreichen schließlich Längen von 250 - 400 μ . Wenn die Hyperparasiten schlüpfen, befinden sich die Wirtslarven z.T. noch im ersten Stadium, z.T. haben sie sich aber auch bereits zur L_2 gehäutet. Falls mehrere Eier in einem Primärparasiten vorhanden sind, schlüpfen manchmal alle Junglarven, aber nur jeweils eine von ihnen ent-

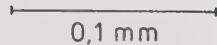
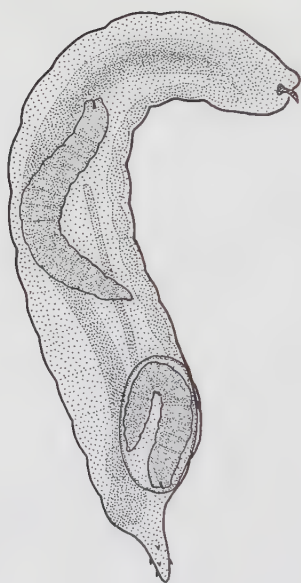


Abb. 177 Intrauterines Ei von *Mesochorus minutus*

wickelt sich schließlich weiter. Die Hyperparasiten, die in der Leibeshöhle von *Microctonus* leben (Abb. 178), wachsen nur sehr langsam heran, solange sich die Wirte noch in den Käfern befinden. Meistens entwickeln sie sich nicht über das erste Stadium hinaus, bevor die Primärparasitenlarven den Erdflöhen verlassen haben. Allerdings nehmen sie allmählich etwas an Größe zu, wie der folgende Vergleich zeigt. Die *Mesochorus*-L₁ aus *Microctonus*-Larven des ersten Stadiums erreichen Längen von 522-696 μ , Kopfbreiten von ungefähr 103 μ , Mandibelbasisabstände von 38,5 μ und Mandibellängen von 40 μ (N=20). Die entsprechenden Werte für *Mesochorus*-L₁ aus *Microctonus*-L₂ bis L₅ betragen dagegen 783-1114 μ (Körperlänge), 115 μ (Kopfbreite) und 46,5 μ (Mandibelbasisabstand). Gesamthabitus und Kopfmorphologie einer Junglarve von *Mesochorus minutus* sind in Abb. 179-181 dargestellt. Die schnelle Weiterentwicklung des Hyperparasiten und die nächsten Häutungen setzen erst dann ein, wenn die *Microctonus*-Larven ihre Käferwirte verlassen haben und mit der Verpuppung beginnen. Die genaue Anzahl der Stadien und ihre Morphologie konnte nicht festgestellt werden, da hierzu regelmäßige Sektionen der Primärparasiten nötig gewesen wären, wofür nicht genügend Material zur Verfügung stand. Die Kopfstruktur von Larven eines mittleren Stadiums ist in Abb. 182-183 dargestellt.



0,6 mm

Abb. 178 : Larve und Ei von *Mesochorus minutus*
in einer L_1 von *Microctonus* sp.



— 0,1 mm —

Abb. 179 : L₁ von *Mesochorus minutus*.



Abb. 180 : Kopf einer L_1 von *Mesochorus minutus* (von ventral)

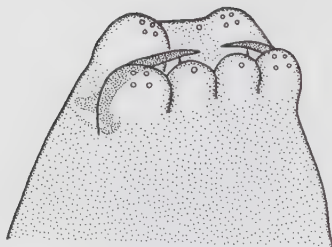


Abb. 181 : Kopf einer L_1 von *Mesochorus minutus* (schräg von der Seite)

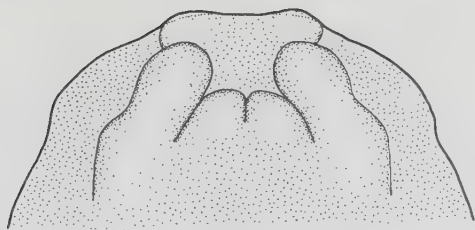


Abb. 182 : Kopf eines intermediären Larvenstadiums von *Mesochorus minutus* (Ventralansicht).

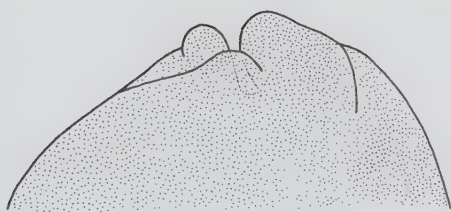


Abb. 183 : Kopf eines intermediären Larvenstadiums von *Mesochorus minutus* (Seitenansicht).

Die Weiterentwicklung von Mesochorus in den verpuppungsreifen Braconiden-Larven geht relativ schnell vor sich, so daß die Ichneumoniden nur wenige Tage nach den unparasitieren Microctonus-Imagines erscheinen. Während z.B. die Adulten von Sp.Z. bei Zimmertemperatur 8 - 12 Tage nach der Kokonbildung schlüpften, traten die Mesochorus-Imagines nach 13 - 18 Tagen auf. Eine leichte zeitliche Verzögerung wirkt sich günstig für die Hyperparasiten aus, da dadurch schon einige Junglarven der Cogeneration von Microctonus geschlüpft sind, die dann geeignete Wirte für Mesochorus darstellen. Die Hyperparasiten sind aber nicht unbedingt auf die ersten Nachkommen der gleichzeitig erscheinenden Braconiden-Generation angewiesen, da sie relativ lange leben und somit auch später auftretende Wirte noch parasitieren können. Beispielsweise beträgt die Lebensdauer der ♀♀ bei Zimmertemperatur im Mittel 21 Tage (N=10) und diejenige der ♂♂ 19 Tage (N=14).

Die ♀♀ können schon bald nach dem Schlüpfen mit der Eiablage beginnen und zwar auch dann, wenn sie noch nicht kopuliert haben. Zu diesem Zeitpunkt sind aber relativ wenige und zwar im Mittel nur 27 Eier vorhanden, die sich auf 7-9 Ovariolen pro Ovar verteilen. Bei der Eiablage zeigen die Mesochorus-♀♀ im Vergleich mit Microctonus eine viel größere Aktivität und verfolgen die Käfer nur sehr kurz, um dann sofort aufzusteigen. Das weitere Verhalten ähnelt dem von *M. bicolor*, da der Hyperparasit ebenfalls auf den Wirt aufsteigt, den Hinterleib seitlich unter das Abdomen des Käfers biegt und in die Intersegmentalhäute einzusteichen versucht. In der Mehrzahl der Fälle (73,3%) erfolgte der Anstich in die letzten zwei Intersegmentalhäute, seltener in die beiden davorliegenden. Eine eindeutige Bevorzugung einer Seite konnte bei der Beobachtung von 3 ♀♀ in insgesamt 214 Versuchen nicht festgestellt werden. Falls eine Microctonus-Larve in der Leibeshöhle vorhanden ist, legt das Mesochorus-♀ sein Ei direkt in den Primärparasiten hinein. Das Abwehrverhalten, das die angegriffenen Erdflöhe zeigen, entspricht demjenigen, das sie auch gegen *M. bicolor* anwenden. Sie haben aber meistens wenig Erfolg, da die Hyperparasiten sich in der Regel

gut festzuhalten vermögen. Die Mesochorus-♀♀ können offensichtlich diejenigen Erdflöhe, die durch Microctonus befallen sind, von unparasitierten Tieren äußerlich nicht unterscheiden, da sie alle Käfer anzustechen versuchen. Andere Arten der Gattung zeigen z.T. das gleiche Verhalten, z.T. aber auch eine begrenzte Selektivität (COSEGLIA, SIMPSON und EKLUND 1977, ELLSBURY und SIMPSON 1978).

Bei Mesochorus minutus kann die Kopulation sowohl vor Beginn der Eiablage als auch zu einem wesentlich späteren Zeitpunkt erfolgen. So lag in Laborversuchen das Alter der ♀♀ bei der Begattung zwischen einem halben und 23 Tagen, und in fast allen Fällen, in denen die ♂♂ balzten, fand anschließend auch eine Begattung statt. Unter natürlichen Bedingungen dürften ebenfalls häufig Kopulationen auftreten, da das Geschlechtsverhältnis in feldgesammeltem Material 1,18 : 1 (♂:♀) betrug und die Ichneumoniden sehr aktiv sind und sich bereitwillig paaren. Die ♀♀ scheinen jeweils nur einmal zu kopulieren, während die ♂♂ sich mehrmals und auch in kurzen zeitlichen Abständen paaren können (weniger als 5 Minuten). Der eigentlichen Kopulation geht eine charakteristische Balz voraus, bei der das ♂ dem ♀ unter beständigem Flügelschwirren folgt. Im Vergleich zu Microctonus sind die Bewegungen viel schneller und werden ohne größere Unterbrechungen fortgesetzt. Wenn die ♀♀ nicht zur Kopulation bereit sind, versuchen sie zu entkommen, aber trotzdem gelingt es den ♂♂ gelegentlich aufzusteigen. Dann verhindern die ♀♀ die Paarung, indem sie den Hinterleib nach unten umbiegen und die ♂♂ abzustreifen versuchen. Nur wenn das ♀ sich nicht wehrt, kann eine Kopulation stattfinden. Hierbei hält sich das ♂ mit allen Beinen an der Partnerin fest oder stützt eine oder beide Hinterextremitäten am Boden ab. Die Flügel werden v-förmig hochgestellt und ab und zu schwirrend bewegt. Die Dauer der Kopulation beträgt im Mittel 21 Sekunden (N=7).

Bezüglich der jahreszeitlichen Entwicklung von Mesochorus minutus im Freiland ergaben die Untersuchungen folgendes Bild: Die Hyperparasiten verbringen den Winter als Junglarven des ersten Stadiums in den L₁ ihrer Wirte. Im Frühjahr,

wenn die Käfer ihre Fortpflanzungsperiode beginnen, setzt die Weiterentwicklung der Primär- und damit auch der Sekundärparasiten ein. Dementsprechend tauchen die ersten Imagines von *Mesochorus* und *Microctonus* auch ungefähr zur gleichen Zeit, nämlich im Mai, auf. In den folgenden Monaten Juni bis August schlüpfen ebenfalls Hyperparasiten, aber da es sich bei meinem Material um relativ wenige Individuen handelte, konnte die Generationenzahl nicht graphisch dargestellt werden. Aus dem Entwicklungszyklus läßt sich aber herleiten, daß sie derjenigen der betreffenden *Microctonus*-Art entspricht. Ab September konnte ich keine *Mesochorus*-Imagines mehr züchten, aber da zu diesem Zeitpunkt auch die Zahl der Adulten von *Microctonus* stark abnimmt, ist es erklärlich, daß die viel selteneren Hyperparasiten kaum noch zu finden sind. JOURDHEUIL (1957 und 1960a), in dessen Untersuchungsgebiet höhere Befallsraten auftraten, konnte dagegen noch bis in den Oktober hinein Imagines nachweisen.

Das Verbreitungsgebiet der Hyperparasiten entspricht demjenigen von *Microctonus*, denn sie wurden in allen drei größeren Untersuchungsgebieten, d.h. in den verschiedenen Gegenden Österreichs, im Rheintal und in der Schweiz festgestellt. Allerdings trat die Art nur in 44% der *Microctonus*-Populationen auf, aber dort lagen die Parasitierungsraten während der Sommermonate Juni bis September in 67% der Fälle zwischen 20 und 50%. JOURDHEUIL (1960a) gibt für Frankreich sogar Werte von bis zu 100% an. Befallsraten von 30 - 50% stellte ich häufig an Fundorten mit umfangreicheren und wohl schon länger bestehenden *Microctonus*-Populationen fest, die ihrerseits ebenfalls hohe Befallsquoten erreichten. JOURDHEUIL (1960a), in dessen Untersuchungsgebiet die Entomophagen wesentlich häufiger waren, beobachtete, daß die Parasitierungsrate von *Mesochorus minutus* parallel mit derjenigen der Wirte ansteigt. Wenn die Werte von *Microctonus* unter 50% lagen, erreichte auch der Hyperparasit nicht mehr als 20%. Wenn der Braconid dagegen in mehr als 75 - 80% der Käfer vorkam, so betrug der Befall mit *Mesochorus* 90 - 100%. Ebenso wie bei den Primärparasiten variiert auch die Häufig-

keit der Hyperparasiten im Verlauf des Jahres. Während im Frühjahr oft geringere Befallsraten vorliegen, steigen die Werte in den Sommermonaten z.T. stärker an (Abb. 176). Im Herbst kann dann wieder ein Rückgang einsetzen. Ein Teil der Individuen ist wohl in Diapause in den Wirten geblieben oder mit den Altkäfern gestorben. Andererseits sind die Erdflöhe z.T. in benachbarte Bereiche abgewandert, und die Primärparasitendichte hat abgenommen, so daß es schwieriger geworden ist, Wirte zu finden. In einer Restpopulation von Käfern, die an einer Stelle zurückgeblieben ist, kann die Befallsrate zu diesem Zeitpunkt allerdings auch noch weiter ansteigen.

Hinsichtlich der Bedeutung von *Mesochorus minutus* für die Populationsentwicklung von *Microctonus* läßt sich folgendes feststellen: Die Hyperparasiten können unter günstigen Bedingungen einen beträchtlichen Teil der Primärparasiten vernichten und zwar nach meinen Beobachtungen bis zu 50%, nach den Angaben von JOURDHEUIL (1960a) sogar bis zu 100%. Da *Mesochorus minutus* aber nicht so häufig wie *Microctonus* auftritt, wird nur ein begrenzter Prozentsatz der Primärparasitenpopulationen beeinflusst.

6. BEURTEILUNG DER EIGNUNG DES PARASITENKOMPLEXES DER PHYLLOTRETA-ARTEN FÜR EINE BIOLOGISCHE SCHÄDLINGSBEKÄMPFUNG

Parasiten, die für eine biologische Schädlingsbekämpfung eingesetzt werden sollen, müssen bestimmte Voraussetzungen erfüllen. Folgende Eigenschaften sind bei der Auswahl der Entomophagen zu berücksichtigen: 1) gute Spezifität 2) starker Einfluß auf das Wirtsindividuum und die Wirtspopulation 3) Langlebigkeit und hohes Vermehrungspotential 4) gutes Dispersionsvermögen 5) Möglichkeit der Laborzucht.

Hinsichtlich der Bedeutung der Parasiten von *Phyllotreta* spp. für die Populationsdynamik der Erdflöhe und bezüglich ihrer Eignung für eine biologische Schädlingsbekämpfung dieser Käfer in Kanada ergaben meine Untersuchungen folgende Resultate:

Die zwei Vertreter aus der Gruppe der Protozoa, also die Mikrosporidie *Nosema* sp. und die Gregarine *Gregarina munieri* kommen beide nicht für eine biologische Bekämpfung in Frage. Im Fall von *Nosema* sp. sind die Parasitierungsraten so niedrig, daß die Populationsentwicklung der Käfer nicht beeinflusst wird. *Gregarina munieri* ist im Gegensatz dazu zwar häufig und weit verbreitet, aber da dieser Parasit die Wirte kaum schädigt und sehr unspezifisch ist, kommt er ebenfalls nicht für die Schädlingsbekämpfung in Betracht.

Die Gruppe der Nematoden ist in den Käfern der Gattung *Phyllotreta* durch den Tylenchiden *Howardula phyllotretae* und durch verschiedene Arten aus der Familie der Mermithidae vertreten. Im Fall von *Howardula phyllotretae* liegen günstige Verhältnisse vor in Bezug auf Spezifität, Häufigkeit und Verbreitung. Die Dispersion wird dadurch sehr erleichtert, daß die Nematoden ♀♀ in den adulten Erdflöhen leben und von diesen in neue Gegenden mit verschleppt werden. Auch bei geringer Käferdichte sind die Parasiten noch in der Lage, Wirte zu finden, da die Nematodenlarven häufig zusammen mit den Eiern der Erdflöhe abgelegt werden. Dadurch stehen den *Howardula* ♀♀, die sich im Boden entwickeln, sofort frisch geschlüpfte Erdflöhlarven für eine Infektion zur Verfügung. Ungünstigerweise

ist aber die Wirkung, die die Parasiten auf die Käfer ausüben, nur gering. So wird die Fertilität zwar herabgesetzt, aber die Fortpflanzung ist meistens nicht völlig unterbunden. Auch der Einfluß auf die Mortalität der Erdflöhe ist nur begrenzt. Außerdem wird gerade *P. cruciferae*, also eine der beiden wichtigen Schädlinge in Kanada in geringerem Maße als andere Arten von dem Tylenchiden angegriffen. Darüber hinaus würden sich auch Schwierigkeiten bei der Zucht ergeben. Aus diesen Gründen eignet sich *Howardula phyllotretae* also nicht für eine biologische Bekämpfung der *Phyllotreta*-Arten in Kanada.

Im Gegensatz zu *Howardula phyllotretae* schädigen die Nematoden aus der Familie der Mermithidae ihre Wirte so stark, daß eine Parasitierung immer den Tod des betroffenen Käfers hervorruft. Trotzdem kommen sie aber nicht für die Schädlingsbekämpfung in Betracht, da sich wegen der phänotypischen Geschlechtsbestimmung dieser Nematoden in den relativ kleinen *Phyllotreta*-Arten immer nur männliche Tiere entwickeln können. Die Mermithiden sind also nicht in der Lage, auf den Erdflöhen alleine eine stabile Population aufzubauen, sondern sie benötigen gleichzeitig andere Wirte, in denen sich ♀♀ entwickeln können.

Die Milben (Trombidium sp.) kommen nicht für die biologische Bekämpfung der *Phyllotreta*-Arten in Frage, da sie unspezifisch und selten sind und die Populationsentwicklung der Erdflöhe nicht beeinflussen.

Parasiten aus der Gruppe der Hymenoptera befallen einerseits die minierenden Larven, andererseits die Imagines von *Phyllotreta* spp. Die 4 Larvalparasiten, also der Ektoparasit Phnigalio soemius sowie die Endoparasiten Aneucelis brevicauda, Braconide II und Diospilus morosus töten ihre Wirte zwar immer ab, aber trotzdem ist ihr Einfluß auf die Populationsentwicklung der Erdflöhe meistens gering. Hierfür sind verschiedene Faktoren verantwortlich. Für einige der Parasiten, nämlich *Phnigalio soemius* und wahrscheinlich auch *Braconide II* und *Aneucelis brevicauda* stellt *P. nemorum* nur einen Nebenwirt dar, der in geringerem Maße befallen wird. Außerdem haben die-

se Entomophagen kein sehr gutes Dispersionsvermögen und die beiden Endoparasiten werden in relativ hohem Maße abgekapselt. Der vierte Larvalparasit, *Diospilus morosus*, ist dagegen weit verbreitet, er erreicht z.T. sehr hohe Befallsraten und wird kaum abgekapselt. Dieser Endoparasit benötigt aber einen Wechselwirt, in dem er den Winter verbringen kann. Wegen der mangelnden Synchronisation mit dem Winterwirt werden die Populationsdichten periodisch stark reduziert. Deshalb nimmt die Häufigkeit von *D.morosus* im nächsten Jahr erst dann zu, wenn die Anzahl der Larven von *P.nemorum* schon zurückgeht, so daß der Parasit nur einen geringen Anteil der Käferpopulation vernichten kann. Die vier genannten Hymenopteren befallen nur minierende Larven. Deshalb kommen sie nicht für eine biologische Bekämpfung der Erdflöhe in Kanada in Frage, da alle dort schädlichen *Phyllotreta*-Arten Larven besitzen, die im Boden leben.

Bei den Imaginalparasiten aus der Gruppe der Hymenopteren also *Microctonus bicolor*, Sp.Z und Sp.Y liegen günstige Verhältnisse vor in Bezug auf Dispersionsvermögen, Verbreitung, Spezifität und Einfluß auf den einzelnen Wirt. Da die Parasiten als Larven in den adulten Erdflöhen leben und von diesen verschleppt und weiter verbreitet werden, ist die Dispersion sehr erleichtert. Dementsprechend sind die Entomophagen weit verbreitet und kommen, ebenso wie die Erdflöhe, in den verschiedensten Gegenden Europas und in den unterschiedlichsten klimatischen Bereichen vor. Die Spezifität der Entomophagen ist hoch, denn die drei Parasiten bevorzugen jeweils bestimmte Arten aus der Gattung *Phyllotreta*. Der Befall mit *Microctonus* beeinflußt die Vitalität der Erdflöhe in erheblichem Maße. Die Käfer werden am Ende der Parasitierungszeit abgetötet und schon vorher wird, je nach dem Alter der Larve, eine teilweise oder völlige Einstellung der Eibildung bewirkt. Weniger günstige Verhältnisse liegen dagegen in Bezug auf die Häufigkeit der Entomophagen und den Einfluß auf die Population der Käfer vor. Zwar können gelegentlich sehr hohe Parasitierungsraten erreicht werden, aber oft ist nur ein geringer Teil der Käfer befallen. Dies ist

z.T. auf den Hyperparasiten *Mesochorus minutus* zurückzuführen, der an manchen Stellen einen großen Prozentsatz von *Microctonus* eliminiert. Dieser Hyperparasit fehlt aber in einigen Gegenden Kanadas, so daß dort günstigere Entwicklungsbedingungen für die *Microctonus* Populationen vorliegen sollten.

Wie die bisherigen Ausführungen gezeigt haben, kommt von allen Entomophagen aus dem Parasitenkomplex der Gattung *Phyllostreta* nur *Microctonus* für eine biologische Bekämpfung der Erdflöhe in Kanada in Frage. Von den drei Parasitenarten eignet sich Sp.Y nicht für eine Einfuhr, da sie bevorzugt *P.nemorum* und *P.armoraciae* befällt, also zwei Erdflöhe, die entweder in Kanada nicht vorkommen oder dort keine wirtschaftliche Bedeutung haben. Die zwei anderen *Microctonus*-Arten, also *M. bicolor* und Sp.Z parasitieren dagegen beide in *P.cruciferae*. Sp.Z befällt außerdem auch noch besonders häufig *P.vittata*, also die zweite in Kanada schädliche europäische Erdflohart. Im Fall von Sp.Z ist es schwierig, genügend Parasiten für eine Freilassung zu sammeln, da diese Art im Freiland relativ selten auftritt. Auch die Laborzucht ist problematisch, da bei Käfighaltung nur ganz wenige Eier abgelegt werden. Günstigere Verhältnisse liegen dagegen für *M. bicolor* vor. Diese Art ist im Freiland häufiger und erzeugt im Labor eine höhere Nachkommenzahl als Sp.Z. Aber auch hier ergeben sich Schwierigkeiten bei der Zucht und zwar durch die Reaktion der Wirte auf die Laborbedingungen. Die Käfighaltung wirkt sich nämlich so negativ auf die Erdflöhe aus, daß sie die Eiproduktion fast völlig einstellen. Dieser Zustand der Käfer beeinflußt seinerseits die Parasiten, deren Weiterentwicklung beeinträchtigt wird. Günstigere Voraussetzungen für die Zucht der Erdflöhe bietet nur die Haltung in großen Freilandkäfigen und unter diesen Bedingungen steigt auch die Schlüpftrate der Entomophagen an.

7. ZUSAMMENFASSUNG

Das Ziel der vorliegenden Untersuchung war es, ein möglichst umfassendes Bild über die Biologie, Ökologie und den Parasitenkomplex verschiedener Phyllotreta-Arten zu erarbeiten, um damit die Grundlagen für eine biologische Schädlingsbekämpfung einiger nach Nordamerika eingeschleppter Phytophager dieser Gattung zu schaffen. Dazu wurden in dreijährigen Untersuchungen rund 270 000 Individuen von Phyllotreta an 151 Fundorten in Nordrhein-Westfalen, Österreich, Polen, Schleswig-Holstein, der Schweiz, Südwestdeutschland, der Tschechoslowakei und Ungarn gefangen und 9700 Imagines sowie 4040 Larven seziiert. Ferner erfolgte eine kritische Auswertung der umfangreichen Literatur. Besonderes Gewicht wurde auf die Erfassung des Parasitenkomplexes und auf Beobachtungen über die Biologie der einzelnen Parasitenarten und deren Bedeutung für die Populationsdynamik ihrer Wirte gelegt. Folgende Fragen wurden in Freiland- und Laboruntersuchungen besonders bearbeitet:

A) Zur Morphologie, Biologie und Ökologie der Käfer

Insgesamt 8 Phyllotreta-Arten sind berücksichtigt worden und zwar in der Reihenfolge ihrer Häufigkeit: *P. undulata*, *atra*, *vittata*, *cruciferae*, *diademata*, *nemorum*, *nigripes*, *armoraciae*. Die für die Artunterscheidung wichtigen Strukturen (männliche und weibliche Genitalien bei den Imagines, Morphologie und Beborstung des Analschildes bei den Larven) wurden untersucht und dargestellt. Die Artzugehörigkeit der Larven ist durch Laborzucht gesichert worden. Größenmessungen von ♂♂ und ♀♀ einer Art ergaben signifikante Unterschiede zwischen den beiden Geschlechtern. Untersuchungen über verschiedene Aspekte der Biologie der Käfer wie Kopulations- und Eiablageverhalten, Häufigkeit der Eiablage, Gesamteizahl sowie Dauer der Embryonal- und Larvalentwicklung sind bei mehreren Phyllotreta-Arten im Labor durchgeführt worden. Weiterhin wurden Fraßwahltests mit verschiedenartigen und unterschiedlich alten Pflanzen vorgenommen, um die Präferenz der Käfer zu ermitteln.

Zuchtversuche mit Larven ergaben, daß in einigen Fällen die scheinbare Spezifität der Larven durch die selektive Eiablage der Imagines bedingt ist. Bei Laborexperimenten zur Wahl des Winterquartiers wurde festgestellt, daß die Käfer vor allem oberirdische Versteckplätze wie z.B. Strohhalme aufsuchen und daß Halme mit rauher Oberfläche, engem Durchmesser und gelber Farbe bevorzugt werden, während die Lichtdurchlässigkeit von untergeordneter Bedeutung ist. Bei Freilanduntersuchungen wurden verschiedene Fragen der Phänologie bearbeitet und zwar das Verlassen der Winterquartiere, Beginn und Dauer der Eiablageperiode, Lebensdauer, Larvalentwicklung, Generationenzahl, Aufsuchen der Winterquartiere und Überwinterung.

B) Biologie und Ökologie der Parasiten

Die folgende Tabelle umfaßt alle Parasitenarten, die ich durch Zucht oder Sektion in *Phyllotreta* spp. nachweisen konnte.

Ordnung (Familie)	Parasiten von		
	Imagines	minierenden Larven	im Boden lebenden Larven
Microsporidia (Nosematidae)	Nosema sp.		
Gregarinida (Gregarinidae)	Gregarina munieri	+	+
Tylenchida (Allantonematidae)	Howardula phyllotretae		Howardula phyllotretae
Dorylaimida (Mermithidae)	Hexameris albicans	Hexameris albicans	+
	Amphimermis elegans	Amphimermis elegans	
	Amphimermis n.sp.		

Ordnung; (Familie)	Parasiten von		
	Imagines	Unterarten: Larven	im Boden lebenden Larven
	Psammomermis n.sp.		
	1 Art aus der 'Hexamermis brevis' Gruppe		
Acari (Trombididae)	Trombidium holosericeum(?)		
Hymenoptera (Braconidae)	Microctonus bicolor		
	Microctonus Sp.Y		
	Microctonus Sp.Z		
		Diospilus morusus	
		Braconide II	
Hymenoptera (Eulophidae)		Phigalio soemius	
Hymenoptera (Ichneumonidae)	Mesochorus minutus(Hyper- parasit)		
		Aneucelis brevicauda	

Ein Pluszeichen bedeutet, daß es sich um nicht genauer be-
stimmte Parasiten dieser Ordnung handelt.

Die Untersuchungen über die Biologie der einzelnen Parasiten-
arten und ihre Wirkung auf die Populationsdynamik von *Phyllo-*
treta spp. ergaben folgende Resultate:

Nosema sp.

Die Mikrosporidien sind in meinen Untersuchungsgebieten ohne Bedeutung für die Populationsentwicklung der Erdflöhe, da sie nur extrem selten auftreten.

Gregarinidae

Gregarina munieri konnte zum ersten Mal im Darm von Käfern der Gattung *Phyllotreta* nachgewiesen werden. Diese Parasiten waren an den meisten Fundorten vertreten und erreichten z.T. Befallsraten von bis zu 60%. Die oberirdisch minierenden Larven sind aber weitgehend frei von Gregarinen, da sie auf Grund ihrer Lebensweise gut vor Neuinfektionen geschützt sind. Trotz ihrer Häufigkeit haben diese Parasiten keinen Einfluß auf die Populationsentwicklung der Erdflöhe, da die Wirte durch den Befall kaum geschädigt werden.

Howardula phyllotretae

In Labor- und Freilanduntersuchungen wurde der gesamte Entwicklungszyklus von *H. phyllotretae* verfolgt und die einzelnen Stadien abgebildet. Zum ersten Mal konnten freilebende geschlechtsreife ♂♂ und ♀♀ gezüchtet werden. Es wurde nachgewiesen, daß die Nematodenlarven weibliche Wirte über die Gonaden verlassen, während männliche Käfer eine Sackgasse für die Fortpflanzung der Tylenchiden darstellen. Es konnte gezeigt werden, daß zwischen der Entwicklung von Wirt und Parasit eine gute Synchronisation besteht. Sie erfolgt auf zwei Stufen und zwar einerseits in der freilebenden und andererseits in der parasitischen Phase der Nematoden. Sektionen ergaben, daß die Größe der parasitischen *Howardula* ♀♀ und ihre Nachkommenzahl abhängig ist von der Anzahl Individuen pro Wirt. *Howardula phyllotretae* ist ein sehr häufiger Schmarotzer der Erdflöhe, der an allen untersuchten Fundorten auftrat und Befallsraten von bis zu 93% erreichte. Allerdings werden die einzelnen *Phyllotreta*-Arten in sehr unterschiedlich starkem Maße parasitiert. Völlig frei von *Howardula* sind die Erdflöhe mit oberirdisch minierenden Larven, da die Ne-

matoden keine Gelegenheit mehr haben, die Käferlarven zu infizieren. Wie Labor- und Freilanduntersuchungen ergaben, wirkt sich der Befall mit *Howardula* nur wenig auf die Mortalität der Käfer aus. Die Fertilität wird etwas herabgesetzt, aber die Fortpflanzung ist meistens nicht völlig unterbunden. Deshalb sind die Auswirkungen von *H. phyllotretae* auf die Populationsentwicklung der Erdflöhe trotz der Häufigkeit dieses Parasiten limitiert.

Mermithidae

Es wurden insgesamt 5 Mermithiden-Arten, darunter 2 neue Spezies, in den Larven und Imagines von *Phyllotreta* spp. gefunden. Bei allen 5 Parasiten handelt es sich um die ersten Wirtsnachweise aus Käfern dieser Gattung. Unter den gezüchteten Individuen befanden sich ausschließlich männliche Tiere. Offensichtlich beeinflußt die geringe Größe der Wirte die phänotypische Geschlechtsbestimmung der Mermithiden und bewirkt, ähnlich wie Superparasitismus, daß nur ♂♂ entstehen. Da somit auf den *Phyllotreta*-Arten alleine keine Vermehrung der Mermithiden möglich ist, kommen diese Nematoden nur selten in den Erdflöhen vor und beeinflussen die Häufigkeit der Käfer kaum.

Trombidium sp.

Die Milben haben in meinen Untersuchungsgebieten keine Bedeutung für die Populationsentwicklung der *Phyllotreta*-Arten, da sie nur sehr selten auftreten.

Hymenoptera

Larvalparasiten

In den minierenden Larven von *Phyllotreta nemorum* konnten 1 Ektoparasit, *Pnigalio soemius*, und die 3 Endoparasiten *Diospilus morosus*, *Braconide II* und *Aneucelis brevicauda* festgestellt werden. Für *Pnigalio* und die beiden letztgenannten Endoparasiten sind dies die ersten Wirtsnachweise aus *Phyllotreta* spp. Bei *Aneucelis brevicauda* gelang die Zucht von ♂♂,

die bisher noch nicht bekannt waren. Freiland- und Laboruntersuchungen ergaben, daß die 3 Endoparasiten die gleiche Besonderheit in ihrem Fortpflanzungszyklus aufweisen: Die Entwicklung im Wirt kommt auf dem Stadium der L_1 zum Stillstand und wird erst dann fortgesetzt, wenn die Käferlarve die Futterpflanze verläßt, um sich zu verpuppen. Genauere Untersuchungen über Phänologie, Generationenzahl, Lebensalter, Geschlechtsverhältnis, Entwicklungsgeschwindigkeit und Morphologie der verschiedenen Stadien wurden vor allem bei *Pnigalio soemius* und *Diospilus morosus* durchgeführt. *Aneucelis brevicauda*, *Braconide II* und *Pnigalio soemius* sind seltene Parasiten der Erdflöhe für die die Larven von *P.nemorum* wahrscheinlich nur Nebenwirte darstellen. *Diospilus morosus* ist dagegen weiter verbreitet und erreicht z.T. auch hohe Befallsraten. Sein Einfluß auf die Populationsentwicklung der Erdflöhe wird aber dadurch eingeschränkt, daß er einen Wechselwirt benötigt, auf dem er als L_1 überwintern kann. Wegen der ungenügenden Synchronisation mit diesem Wirt werden die Parasitenzahlen im Herbst immer wieder stark reduziert.

Hymenoptera

Imaginalparasiten

Außer der bisher schon aus *Phyllotreta* spp. bekannten Braconiden-Spezies *Microctonus bicolor* konnten noch zwei weitere *Microctonus*-Arten (Sp.Y und Sp.Z) nachgewiesen werden, deren Bestimmung aber zur Zeit noch nicht möglich ist. Die 3 Braconiden nischen sich dadurch ein, daß sie jeweils verschiedene *Phyllotreta*-Arten bevorzugt parasitieren. Im Labor wurden Untersuchungen durchgeführt über Schlüpfverlauf, Kopulation, Lebensalter, Dauer und Verlauf der Eiablage, Eizahl, Eiablageverhalten der Parasiten und Abwehrverhalten der Käfer, Wirtspräferenz sowie Dauer der Embryonal-, Larval- und Puppenentwicklung. Die einzelnen Entwicklungsstadien wurden untersucht und abgebildet wobei morphologische Unterschiede zwischen den verschiedenen Arten festgestellt werden konnten. Im Freiland wurden Beobachtungen zur Phänologie, Generationen-

zahl und Wirkung beobachtet. In Labor- und Feldversuchen ergaben beeinflusst der Befall mit Microctonus die Vitalität der Käfer in erheblichem Maße. Die Entomophagen töteten den Wirt am Ende der Parasitierungszeit ab und bewirken schon vorher, je nach dem Alter der Larve eine teilweise oder völlige Einstellung der Eiproduktion. Der Einfluss von Microctonus auf die Population der Käfer wird aber unter anderem dadurch eingeschränkt, daß diese Entomophagen ihrerseits von einem Hyperparasiten, Mesochorus minutus, befallen werden, der z.T. einen beträchtlichen Prozentsatz der Microctonus-Populationen eliminieren kann.

Mesochorus minutus

Im Labor wurden Untersuchungen über Morphologie, Kopulations- und Eiablageverhalten, Lebensalter sowie Dauer der Larval- und Puppenentwicklung durchgeführt. Freilandbeobachtungen ergaben, daß die Phänologie derjenigen von Microctonus entspricht. Die Hyperparasiten traten zwar nur in der Hälfte der microctonus-Populationen auf, aber dort lagen die Befallsraten häufig zwischen 20 - 50%, so daß die Vermehrung der Primärparasiten z.T. stark eingeschränkt wird.

C) Eignung der Parasiten für eine biologische Bekämpfung

Hinsichtlich der Eignung der verschiedenen Parasiten für eine biologische Bekämpfung der Phyllotreta-Arten in Kanada, ergaben die Untersuchungen folgende Resultate: Die Mikrosporidien, Gregarinen, Mermithiden und Milben kommen nicht für einen Einsatz in Frage, weil sie entweder zu selten auftreten oder die Erdflöhe nur als Nebenwirt benutzen. Howardula phyllotretae läßt sich trotz seiner Häufigkeit und Spezifität nicht verwenden, da die Wirte zu wenig geschädigt werden. Die Entomophagen aus der Ordnung der Hymenoptera, die in den minierenden Larven parasitieren, können nicht für eine biologische Bekämpfung eingesetzt werden, da die minierenden Erdflöhe in Kanada keine Schädlinge darstellen. Somit kommt lediglich Microctonus für eine Einfuhr nach Nordamerika in Betracht. Da der Hyperparasit Mesochorus minutus in Kanada teilweise fehlt,

liegen dort günstigere Voraussetzungen für die Vermehrung von *Microctonus* vor. Allerdings eignen sich nur 2 der 3 Arten nämlich *M.bicolor* und *Sp.Z* für eine Bekämpfung, da *Sp.Y* die beiden Erdflöhe *P.cruciferae* und *vittata*, die in Kanada kontrolliert werden sollen, nicht parasitiert. Bei der Zucht von *Microctonus* ergeben sich allerdings Probleme wegen der geringen Nachkommenzahl (*Sp.Z*) bzw. wegen der Reaktion der Käfer auf die Laborbedingungen (*M.bicolor*). Die Erdflöhe stellen nämlich bei Käfighaltung die Eibildung weitgehend ein und diese physiologischen Veränderungen wirken sich sehr ungünstig auf die Parasitenzuchten aus. Die negativen Einflüsse dieser Laborbedingungen können aber durch die Haltung in großen Freilandkäfigen verringert und dadurch die Schlüpftrate der Entomophagen verbessert werden.

8. LITERATURVERZEICHNIS

- ARAMBOURG, Y. & PRALAVORIO, R. 1975. Les Chalcidiens ectophages (Hym., Chalcidoidea) parasites de *Dacus oleae* Gmel. (Dipt., Trypetidae). *Ann.Inst.Phytopath.Benaki* 11(1), 30-46.
- ASCERNO, M.E. 1975. Effects of the insect growth regulator Altozar on the parasitoid, *Microctonus aethiops*, and its host *Hypera postica*. *New York Ent.Soc.J.* 83, 243.
- ASKEW, R.R. 1968. Handbook for the identification of British insects. Hymenoptera: 2. Chalcidoidea, Section b. *R.Ent.Soc.London*, VIII(2 b).
- ASKEW, R.R. & SHAW, M.R. 1974. An account of the Chalcidoidea (Hymenoptera) parasitizing leaf mining insects of deciduous trees in Britain. *Biol.J.Linn.Soc.* 6, 289-335.
- AUBERT, J.F. & JOURDHEUIL, P. 1959. Nouvelle description et biologie de quelques Ichneumonides appartenant aux genres *Aneucelis* Först., *Isurgus* Först. et *Thersilochus* Holm. *Rev.Path.Vég.Ent.Agr.France* 37, 175-193.
- BAKER, E.W., EVANS, T.M., GOULD, D.J., HULL, W.B. & KEEGAN, H. 1956. A manual of parasitic mites of medical or economic importance. *National Pest Control Association Inc.*, New York.
- BARDNER, R. & TAYLOR, W.E. 1970. Effects of flea beetles on the yield of radish. *Entomologia exp.appl.* 13, 54-60.
- BATRA, H.N. 1969. Food plants, bionomics and control of flea beetles. *Indian Farming* 19(3), 38-40. *RAE A* 61(7), no. 2784.
- BAYLIS, H.A. 1944. Observations on the nematode *Mermis nigrescens* and related species. *Parasitology* 36(1/2), 122-132.
- BEIRNE, B.P. 1941. A consideration of the cephalic structures and spiracles of the final instar larvae of the Ichneumonidae (Hymenoptera). *Trans.Soc.Br.Ent.* 7, 123-190.
- BERTRAN, M., FABRE, J.-P. & JOURDHEUIL, P. 1970. Influence de quelques facteurs sur la dynamique des populations de l'apion de la luzerne (*Apion pisi* L.). *Ann.Zool.Ecol.Anim.* 2(1), 5-23.
- BLATTNÝ, C. 1934. Miscellaneous notes. (In Tschechisch). *Ochr.Rost.* 13(5-6), 190-195. *RAE A* 22, 246.
- BLUNCK, H. 1921. Erdflöhe an den Ölsaaten im Jahre 1920. In BÖRNER, C.: Beiträge zur Kenntnis vom Massenwechsel (Gradation) schädlicher Insekten, Teil 4. *Arb.biol.Reichsanst.* 10, 406-466.
- BLUNCK, H. 1932. Zur Kenntnis der Lebensgewohnheiten und der Metamorphose getreidebewohnender Halticiden. *Z.ang.Ent.* 19, 357-394.
- BOGDANOVA-KATKOVA, L. 1918. Brief preliminary report of the work of the entomological department in 1916. (In Russisch). *Bull.Ent.Dept.Nikolaevsk Expt.Sta. Petrograd* pt 1, 43-61. *RAE A* 9, 347.
- BONNEMAISON, L. 1965. Insect pests of crucifers and their control. *A.Rev.Ent.* 10, 233-256.
- BORG, P. 1931. Report of the plant pathologist. *Ann.Rep.Dept.Agric.Malta* 1930-31, 14-17. *RAE A* 19, 730.

- BÖRNER, C. & BLUNCK, H. 1919. Larven der Flohkäfergattung *Phyllotreta*. Illustrierte Landw. Z. 75/76, 282-283.
- BÖRNER, C. & BLUNCK, H. 1920. Beitrag zur Kenntnis der Kohl- und Rapserrflöhe. Mitt. biol. Reichsanst. Ld.-u. Forstw. 18, 109-119.
- BOUČEK, Z. & ASKEW, R.R. 1968. Index of palaearctic Eulophidae (excl. Tetrastichinae). Le Francois, Paris.
- BREMER, H. 1940. Beobachtungen quantitativer Art über das Auftreten von Schäden an Gemüsepflanzen. Z. Pfl. Krankh. 50(2), 71-84.
- BURGESS, L. 1977. Flea beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) attacking rape crops in the Canadian prairie provinces. Can. Ent. 109(1), 21-32.
- BURGESS, L. & WIENS, J.E. 1976. Maintaining a colony of the striped flea beetle *Phyllotreta striolata* (Coleoptera, Chrysomelidae) in the greenhouse. Can. Ent. 108(1), 53-57.
- ČAPEK, M. 1970. A new classification of the Braconidae (Hymenoptera) based on the cephalic structures of the final instar larvae and biological evidence. Can. Ent. 102(7), 846-875.
- ČAPEK, M. 1973. Key to the final instar larvae of Braconidae (Hymenoptera). Acta Inst. For. Zvolenensis 259-268.
- CAPINERA, J.L. 1979. Parasitism of the pale-striped flea beetle (Chrysomelidae) by an allantonematid nematode *Howardula* sp.. Effect of parasitism on adult longevity and sugarbeet foliage consumption. Ann. ent. Soc. Am. 72, 348-349.
- CHITTENDEN, F.H. 1923. Notes on the distribution and habits of North American *Phyllotreta* (Coleoptera). Proc. ent. Soc. Wash. 25, 131-139.
- CHITTENDEN, F.H. 1926. A foreign cabbage flea-beetle in the United States. Proc. ent. Soc. Wash. 28(6), 139-141.
- CHRISTIE, J.R. 1929. Some observations on sex in the Mermithidae. J. exp. Zool. 53(1), 59-76.
- COBB, N.A. 1921. *Howardula benigna* a nema parasite of the cucumber beetle. Science 54(1409), 667-670.
- COBB, N.A., STEINER, G. & CHRISTIE, J.R. 1927. When and how does sex arise. U.S. Dept. Agric. Official Record 6(43), 6.
- COSEGLIA, A.F., SIMPSON, R.G. & EKLUND, L.R. 1977. Biology of *Mesochorus nigripes*: a hyperparasite of *Bathyplectes* spp.. Ann. ent. Soc. Am. 70(5), 695-698.
- CROMARTIE, W.J. Jr. 1975. The effect of stand size and vegetational background on the colonization of cruciferous plants by herbivorous insects. J. appl. Ecol. 12(2), 517-533.
- DELANOUE, P. & ARAMBOURG, Y. 1967. Contribution à l'étude en laboratoire de *Pnigalio mediterraneus* (Hym., Chalcidoidea, Eulophidae). Annls Soc. ent. Fr. n.s. 3, 909-927.
- DELUCCHI, V. 1958. *Lithocolletis messaniella* Zeller (Lep., Gracilariidae). Analysis of some mortality factors with particular reference to its parasite complex. Entomophaga 3, 203-270.
- DIRIMANOV, M. & ANGELOVA, R. 1964. Studies on the morphology and bionomics of the cabbage flea-beetle and its control. (In Bulgarian). Rastit. Zashit 12, 23-26.
- RAE A 54, 555.

- DOBSON, R.M. 1956. A note on the relative abundance of flea beetles (*Phyllotreta* Stephens and *Psylliodes* Berthold) on different cruciferous plants. *J.hort.Sci.* 31, 291-294.
- DOMENICHINI, G. 1953. *Degeeria luctuosa* (funnebris) Meig. e *Perilitus deceptor* Wesm. parasiti di *Melasoma aenea* L. adulta. *Boll.Zool.agrar.Bachicolt.Milano* 19, 103-140.
- DOMINGUEZ GARCIA-TEJERO, F. 1946. The flea-beetles of cruciferous crops. (In Spanisch). *Bol.Pat.veg.Ent.agric.* 14, 353-368. *RAE A* 36, 204.
- DOWDEN, P.B. 1941. Parasites of the birch leaf-mining sawfly (*Heterarthrus nemoratus*). *USDA Technical Bull.no.* 750.
- DREA, J.J. 1968a. A new species of *Microctonus* (Hymenoptera, Braconidae) parasitizing the alfalfa weevil. *Ent.News* 79, 97-102.
- DREA, J.J. 1968b. Castration of male alfalfa weevils by *Microctonus* spp.. *J.econ.Ent.* 61, 1291-1295.
- DREA, J.J., DYSART, R.J., COLES, L.W. & LOAN, C.C. 1972. *Microctonus stelleri* Loan n.sp. (Hymenoptera: Braconidae, Euphorinae) a new parasite of the alfalfa weevil introduced into the United States. *Can.Ent.* 104, 1445-1456.
- DREA, J.J., FUESTER, R.W., MERCADIER, G. & HOYER, H. 1977. Observations on *Hexameris albicans* (Nematoda: Mermithidae) recovered from *Lymantria dispar* and *Stilpnotia salicis* (Lep., *Lymantriidae*) in West Germany and Austria. *Entomophaga* 22(2), 141-146.
- EICHLER, W. & MÜLLER, H.J. 1949. Erdflöhschäden in Sachsen-Anhalt. *NachrBl.dt.PflSchutzdienst N.F.* 3, 15-17.
- ELLSBURY, M.M. & SIMPSON, R.G. 1978. Biology of *Mesochorus agilis* an indirect hyperparasite of *Bathyplectes cucullionis*. *Ann.ent.Soc.Am.* 71, 865-868.
- ELSEY, K.D. 1976. Bionomic comparison of two tobacco flea beetle parasites: A nematode and a wasp. *Tobacco Sci.* 21, 177-180.
- ELSEY, K.D. 1977a. Dissemination of *Howardula* spec. nematodes by adult tobacco flea beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). *Can.Ent.* 109(9), 1283-1285.
- ELSEY, K.D. 1977b. Parasitism of some economically important species of Chrysomelidae by nematodes of the genus *Howardula*. *J.Inver.Path.* 29, 384-385.
- ELSEY, K.D. 1979. *Howardula colaspidis* (Allantonematidae) n.sp. a new parasite of the grape colaspis (Coleoptera, Chrysomelidae). *Nematologica* 25(1), 54-61.
- ELSEY, K.D. & PITTS, J.M. 1976. Parasitism of the tobacco flea beetle by a spaerulariid nematode *Howardula* sp.. *Environ.Ent.* 5(4), 707-711.
- EZENWA, A.O. & CARTER, N.E. 1975. Influence of multiple infections on sex ratios of mermithid parasites of blackflies. *Environ.Ent.* 4(1), 142-144.
- FEENY, P., PAAUWE, K.L. & DEMONG, N.J. 1970. Flea beetles and mustard oil: host plant specificity of *Phyllotreta cruciferae* and *Phyllotreta striolata* adults (Coleoptera: Chrysomelidae). *Ann.ent.Soc.Am.* 63, 832-841.
- FILIPJEV, J.N. & SCHUURMANS-STEKHOVEN, J.H. 1941. A manual of agricultural helminthology. Brill, Leiden.

- FISHER, R.C. 1961. A study in insect multiparasitism:II. The mechanism and control of competition for possession of the host. *J.exp.Biol.*38,605-628.
- FISHER, R.C. 1963. Oxygen requirements and physiological suppression of supernumery insect parasitoids. *J.exp. Biol.*40,531-540.
- FREEMAN, B.E. 1967. The biology of the white clover seed weevil *Apion dichroum* Bedel (Coleoptera, Curculionidae). *J.appl.Ecol.*4(2),535-552.
- FREUDE, H., HARDE, K.W. & LOHSE, G.A. 1966. Die Käfer Mitteleuropas. Band 9, Cerambycidae, Chrysomelidae. Goecke und Evers, Krefeld.
- FROHNE, D. & JENSEN, U. 1973. Die Systematik des Pflanzenreiches. Gustav Fischer, Stuttgart.
- FUCHS, G. 1915. Die Naturgeschichte der Nematoden und einiger anderer Parasiten des *Ips typographus* L. und *Hylobius abietis* L.. *Zool.Jb.Syst.Ökol.*38(3/4),109-222.
- GERBER, G.H. & OSGOOD, C.E. 1975. *Collops vittatus* (Coleoptera, Melyridae): a predator of flea beetle adults in rapeseed. *Manitoba Entomologist* 9,61.
- GEUS, A. 1969. Sporozoa: Die Gregarinida der land- und süßwasserbewohnenden Arthropoden Mitteleuropas. In: Dahl, F.: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresgebiete. Gustav Fischer, Jena.
- GIBSON, A. 1913a. Flea beetles and their control. *Dom.Canada Dep.Agric.Div.Entom.*Circ.no.2. RAE A 1,298.
- GIBSON, A. 1913b. Reports on insects for the year 1912; Ottawa district. *A.Rep.ent.Soc.Ontario* 1913,11-17.
- GOODEY, T. 1930. On a remarkable new nematode *Tylenchinema oscinella* gen.et sp.n.. *Phil.Trans.R.Soc.Ser.B* 218, 315-343.
- GÖRLITZ, H. 1959. Prognose und Befallskontrolle als Maßnahme zur Steigerung der Wirtschaftlichkeit der Bekämpfung der wichtigsten Rapsschädlinge. Dissertation am Institut für Phytopathologie der Karl-Marx Universität Leipzig.
- GÖRNITZ, K. 1953. Untersuchungen über in Cruciferen enthaltene Insekten-Attraktivstoffe. *NachrBl.dt.PflSchutzdienst* N.F.7,81-95.
- GÖRNITZ, K. 1956. Weitere Untersuchungen über Insekten-Attraktivstoffe aus Cruciferen. *NachrBl.dt.PflSchutzdienst* N.F.10,137-147.
- GRANDI, G. 1961. Studi di un entomologo sugli Imenotteri superiori. *Boll.Ist.Ent.Uni.Bologna* 25,1-659.
- GÜNTHART, E. 1949. Beiträge zur Lebensweise und Bekämpfung von *Ceuthorrhynchus quadridens* Panz. und *Ceuthorrhynchus napi* Gyll. mit Beobachtungen an weiteren Kohl- und Rapsschädlingen. *Mitt.Schweiz.Ent.Gesell.*22(5),443-591.
- HADDOCK, M.J. 1945. Observations on the species of flea beetles infesting Brassica crops in the west of England. *Ann.Rep.Long Ashton Res.Sta.for* 1944,166-169.
- HAGMEIER, A. 1912. Beiträge zur Kenntnis der Mermithiden. I. Biologische Notizen und systematische Beschreibung einiger alter und neuer Arten. *Zool.Jb.Syst.Ökol.*32,521-612.
- HÄRDTL, H. 1952. Der Wechsel der Erdfloharten bei Sommeraps. *Beitr.Ent.*2,109-113.

- HARUKAWA, C. & NISIKAWA, Y. 1941. The resistance of the adult of *Phyllotreta vittata* to low temperatures in winter. (In Japanisch). Kontyû 14, 200-207. RAE A 30, 15.
- HARUKAWA, C. & TOKUNAGA, M. 1938. Studies on the life history and bionomics of *Phyllotreta vittata*. I. Life history of *Phyllotreta vittata*. Mem. Coll. Agric. Kyoto Imp. Uni 44 (Ent. Ser. 5), 1-48.
- HARUKAWA, C. & TOKUNAGA, M. 1939. Studies on the life history and bionomics of *Phyllotreta vittata* Fabricius. II. On the hibernation of the flea-beetle. (In Japanisch). Kontyû 13 (5-6), 208-221. RAE A 28, 262.
- HEIKERTINGER, F. 1913. Die einheimischen Erdflöhe. Zentbl. Bakt. Parasit. Kde (Abt II) 36, 98-127.
- HEIKERTINGER, F. 1925. Resultate fünfzehnähriger Untersuchungen über die Nahrungspflanzen einheimischer Halticiden. Ent. Blätt. 21, 119-131/155-163.
- HEIKERTINGER, F. 1941. Bestimmungstabelle der paläarktischen *Phyllotreta* Arten. Kol. Rundschau 27, 15-64/69-116.
- HERGULA, B. 1930-31. Further contribution to the study of the maize moth and its parasites in Jugoslavia. (In Jugoslawisch). Acta Soc. ent. jugoslav. V-VI, fas. 1-2, 98-117. RAE A 20, 665.
- HERING, E.M. 1957. Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa. Bd I-III. Uitgeverij Dr. W. Junk, 'S-Gravenhage.
- HERTING, B. 1973. A catalogue of parasites and predators of terrestrial arthropods. Sect. A: Host or prey/enemy. Vol. III Coleoptera to Strepsiptera. Commonwealth Agricultural Bureau, Farnham Royal.
- HICKS, K.L. 1974. Mustard oil glucosides: feeding stimulants for adult cabbage flea beetles *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera, Chrysomelidae). Ann. ent. Soc. Am. 67 (2), 261-264.
- HICKS, K.L. & TAHVANAINEN, J.O. 1974. Niche differentiation by crucifer feeding flea beetles (Coleoptera, Chrysomelidae). Am. Midl. Nat. 91 (2), 406-423.
- HORION, A. 1951. Verzeichnis der Käfer Mitteleuropas (Deutschland, Österreich, Tschechoslowakei) mit kurzen faunistischen Angaben, 2. Abteilung. Alfred Kernen, Stuttgart.
- HORSTMANN, K. 1971. Revision der europäischen Thersilochinen I. Veröff. Zool. Staatssammlung München 15, 45-138.
- HSIAO, T.H. 1969. Chemical basis of host selection and plant resistance in oligophagous insects. Entomologia exp. appl. 12, 777-788.
- ISART, J. 1968. On the principal pests of beet in upper Aragon. (In Spanisch). Pirineos 79-80, 243-251. RAE A 57, no. 2356.
- JACKSON, D.J. 1928. The biology of *Dinocampus* (*Perilitus*) *rutilus* Nees, a braconid parasite of *Sitona lineata* L., part I. Proc. Zool. Soc. Lond., 597-630.
- JOURDHEUIL, F. 1957. Description d'un ichneumonide (*Mesochorini*) parasite secondaire de diverses espèces de *Phyllotreta* (Hym., Ichneumonidae). Bull. Soc. ent. Fr. 62, 41-45.

- JOURDHEUIL, P. 1960a. Influence de quelques facteurs écologiques sur les fluctuations de population d'une biocénose parasitaire: étude relative à quelques hyménoptères (Ophioninae, Dirosphilinae, Euphorinae) parasites de divers coléoptères inféodés aux crucifères. *Ann. Epiphyt.* 11, 445-658.
- JOURDHEUIL, P. 1960b. Remarques sur le nombre de générations de quelques Phyllotreta (Col., Chrysomelidae). *Bull. Soc. ent. Fr.* 65, 126-131.
- KAISER, H. 1977. Untersuchungen zur Morphologie, Biometrie, Biologie und Systematik von Mermithiden. Ein Beitrag zum Problem der Trennung morphologisch schwer unterscheidbarer Arten. *Zool. Jb. Syst. Ökol.* 104, 20-71.
- KAMINSKI, E. 1935. Über die Halticiden Fauna (Coleoptera) und ihre Nahrungspflanzen aus der Umgebung von Wilno. *Prace Towarzystwa Przyjaciół Nauk Wilnie. Wydział nauk matematycznych i przyrodniczych* 10(34), 207-239.
- KAUFMANN, O. 1922. Über das Vorkommen von zwei Generationen bei Kohlerdflohen. *Nachr. Bl. dt. Pfl. Schutzdienst* 2(9), 73-74.
- KAUFMANN, O. 1925. Beobachtungen und Versuche zur Frage der Überwinterung und Parasitierung von Ölfruchtschädlingen aus den Gattungen Meligethes, Phyllotreta, Psylliodes und Ceuthorrhynchus. *Arb. biol. Reichsanst. Ld.-u. Forstw.* 25(12), 109-169.
- KAYASHIMA, I. 1960. Studies on spiders as natural enemies of crop pests (1). Daily activities of spiders in the cabbage field, establishment of spiders liberated in the fields and evaluation of effectiveness of spiders against crop pests. *Bull. Sci. Fac. Agric. Kyushu Uni.* 18, 1-24.
- KINOSHITA, G.B., SVEC, H.J., HARRIS, C.R. & MC EWEN, F.L. 1979. Biology of the crucifer flea beetle Phyllotreta cruciferae (Coleoptera, Chrysomelidae) in southwestern Ontario. *Can. Ent.* 111(12), 1395-1407.
- KLEINE, R. 1921. Sind manche Phyllotreta Arten Getreideschädlinge? *Z. angew. Ent.* 7(1), 48-57.
- KLÖTI-HAUSER, E. 1923. Welche häufigen Erdflöhen-Arten kommen als Kohlschädlinge in Betracht? *Schweiz. Ent. Anzeiger* 2(12), 53-54.
- KOBAYASHI, T. 1955. On the value of an Asopiniine bug, *Zicrona coerulea* L. (Hemipt., Pentatomidae) as a predator of a strawberry leaf-beetle (*Haltica fragaria*). *Oyo-Kontyû* 11, 21-24.
- KOSTROMITIN, V.B. 1978. Damage by crucifer flea beetles. (In Russisch). *Zashchita Rastenii* 7, 36. *RAE A* 67(3), no. 1132.
- KOSTROMITIN, V.M. 1973. Food specialization of Phyllotreta vittula. (In Russisch). *Zool. Zh.* 52(9), 1415-1417. *Biol. Abstr.* 57, no. 61281.
- KREJER, J.P. 1977. Parasitic protozoa III. Academic Press, New York.
- KÜNCKEL D'HERCULAIS, J. & LANGLOIS, C. 1891. Mœurs et métamorphoses de *Perilitus brevicollis* Haliday (Hyménoptère, Braconide) parasite de l'altise de la vigne en Algérie. *Ann. Soc. ent. Fr.* 60, 457-466.
- LANGE, R. 1960. Beziehungen zwischen Entomophagen und ihrer Beute als Grundlage der biologischen Schädlingsbekämpfung. *Ergebr. Biol.* 23, 116-143.

- LEFTEJEW, V.A. 1912-1913. Insects injurious to kitchen gardens. (In Russisch). Materials for the study of the injurious insects of the government of Moscow during the year 1912, 27-82. Published by the Zemstov of the government of Moscow 1912-1913. RAE A 1,210.
- LIPA, J.J. 1974. Survey and study of insects associated with cruciferous plants in Poland and surrounding countries. Institute of Plant Protection, Laboratory of Biological Control, Polen. Final Report Nov. 1969-Oct. 1974.
- LOAN, C.C. 1963. The bionomics of *Sitona scissifrons* (Coleoptera, Curculionidae) and its parasite *Microctonus sitonae* (Hymenoptera, Braconidae). Ann.ent.Soc.Am. 56, 600-612.
- LOAN, C.C. 1967. Studies on the taxonomy and biology of the Euphorinae (Hymenoptera: Braconidae). II. Host relations of six *Microctonus* species. Ann.ent.Soc.Am. 60, 236-240.
- LOAN, C.C. 1969. A summary of species of *Microctonus* north of Mexico with five new species. Proc.ent.Soc.Wash. 71, 404-416.
- LOAN, C.C. & HOLDAWAY, F.G. 1961. *Microctonus aethiops* (Nees) auctt. and *Perilitus rutilus* (Nees) (Hymenoptera, Braconidae), European parasites of *Sitona* weevils (Coleoptera: Curculionidae). Can.Ent. 93, 1057-1079.
- LOAN, C.C. & LLOYD, D.D. 1974. Description and field biology of *Microctonus hyperodae* Loan n.sp. (Hymenoptera: Braconidae, Euphorinae) a parasite of *Hyperodes bonariensis* in South America (Coleoptera, Curculionidae). Entomophaga 19(1), 7-12.
- LÖTTGE, W. 1955. Möglichkeiten einer Prognose bei Gemüschädlingen erörtert am Beispiel der Kohlerdflöhe (Phyllotreta). Kühn-Arch. 69, 493-551.
- LUFF, M.L. 1976. The biology of *Microctonus caudatus* (Thomson) a braconid (Hym.) parasite of the ground beetle *Harpalus rufipes* (Degeer) (Col., Carabidae). Ecol.Ent. 1(2), 111-116.
- LYSAGHT, A.M. 1937. An ecological study on thrips (*Aptinotrips rufus*) and its nematode parasite (*Anguillulina aptini*). J.Anim.Ecol. 6, 169-192.
- MARKHAM, R. & SMITH, K.M. 1949. Studies on the virus of turnip yellow mosaic. Parasitology 39(3-4), 340-342.
- MARKKULA, M. 1968. Pests of cultivated plants in Finland in 1967. Ann.Agr.Fenn. 7(2), 107-110.
- MARTINI, C. 1955. Eine Protozoose bei *Phyllotreta nemorum* L. (Coleoptera, Halticidae). Z.PflKrankh. PflSchutz 62, 551-552.
- MC MAHON, E. 1942. Observations on flea beetles which attack cruciferous crops. J.Dep.Agric.Eire 39(1), 80-83.
- MEUCHE, A. 1940. Untersuchungen am Rapserdfloh (*Psylliodes chrysocephala* L.) in Ostholstein. Z. angew. Ent. 27, 464-495.
- MILLIRON, H.E. 1953. A European flea beetle injuring crucifers in North America. J.econ.Ent. 46, 179.
- MINORANSKII, V.A. 1973. Leaf-beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) injuring beets in northern Caucasus. (In Russisch). Entomol.Obozr. 52(3), 527-541. Biol.Abstr. 57, no. 54146.
- MUESEBECK, C.F.W. 1963. Host relationships of the Euphorini (Hymenoptera, Braconidae). Proc.ent.Soc.Wash. 65, 306.

- NAIBO, B. 1974. Dégâts de l'altise *Phyllotreta vittula* Redt. sur maïs. *Revue Zool.Agric.Pathol.Vég.* 73(2), 70-72.
- NARAYANAN, E.S., SUBBA RAO, B.R., RAMACHANDRA RAO, M. & SHARMA, A.K. 1960. Biology and morphology of the immature stages of *Microctonus indicus*, new species (Braconidae, Hymenoptera) a parasite of *Phyllotreta cruciferae* Goeze (Chrysomelidae: Coleoptera). *Proc. Indian Acad. Sci. Sec. B.* 51, 280-287.
- NEAL, J.W.Jr., BICKLEY, W.E. & BLICKENSTAFF, C.C. 1970. Recovery of the braconid parasite *Microctonus aethiops* from the alfalfa weevil after hormonal treatment. *J.econ.Ent.* 63(2), 681-682.
- NEWTON, H.C.F. 1928a. Experiments on the control of flea-beetles of the genus *Phyllotreta* injurious to cultivated crucifer crops. *J.S.-east.agric.Coll.Wye* 25, 116-140.
- NEWTON, H.C.F. 1928b. The biology of flea-beetles (*Phyllotreta*) attacking cultivated Cruciferae. *J.S.-east.agric.Coll.Wye* 25, 90-115.
- NEWTON, H.C.F. 1931. Notes on some parasites reared from flea beetles of the genus *Phyllotreta* (Chrysomelidae). *Entomologist's mon.Mag.* 67, 82.
- NIELSEN, J.K. 1977. Host plant relationship of *Phyllotreta nemorum* L. (Coleoptera: Chrysomelidae). I. Field studies. *Z. ang.Ent.* 84(4), 396-407.
- NIELSEN, J.K. 1978. Host plant selection of monophagous and oligophagous flea beetles feeding on crucifers. *Entomologia exp.appl.* 24(3), 562-569.
- NIELSEN, J.K., LARSEN, L.M. & SØRENSEN, H. 1977. Cucurbitacin E and I in *Iberis amara*: feeding inhibitors for *Phyllotreta nemorum*. *Phytochemistry* 16(10), 1519-1522.
- NOLTE, H.W. 1959. Untersuchungen zum Farbensehen des Raps-glanzkäfers *Meligethes aeneus* F. I. Die Reaktion des Raps-glanzkäfers auf Farben und die ökologische Bedeutung des Farbensehens. *Biol.Zbl.* 78, 63-107.
- OLDHAM, J.N. 1933. On *Howardula phyllotretae* n. sp. a nematode parasite of flea beetles with some observations on its incidence. *J.Helminth.* 11, 119-136.
- OLDHAM, J.N. 1935. Further observations on the incidence of parasitism of flea-beetles by the nematode *Howardula phyllotretae*. *J.Helminth.* 13, 163-166.
- PARAMONOV, S. 1953. Hauptschädlinge der Ölkulturen in der Ukraine. *Z. angew.Ent.* 35, 63-81.
- PARKER, H.L. & SMITH, H.D. 1933. *Eulophus viridulus* Thoms., a parasite of *Pyrausta nubilalis* Hübn.. *Ann.ent.Soc. Am.* 26(1), 21-39.
- PETHERBRIDGE, F.R. 1917. Note on the attacks of *Phyllotreta vittula* on spring corn. *Ann.appl.Biol.* 3(2+3), 138-139.
- POINAR, G.O.Jr. 1975. Entomogenous nematodes. A manual and host list of insect-nematode associations. Brill, Leiden.
- POINAR, G.O.Jr. 1977. CIH key to the groups and genera of nematode parasites of invertebrates. Commonwealth Agricultural Bureau, Farnham Royal.

- POINAR, G.O.Jr. & DONCASTER, C.C. 1965. The penetration of *Tripius sciarae* (Bovien) (Sphaerulariidae: Aphelenchoidea) into its insect host *Bradysia paupera* (Tuom.) (Mycetophilidae: Diptera). *Nematologica* 11(1), 73-78.
- POINAR, G.O.Jr. & GYRISCO, G.C. 1962. Studies on the bionomics of *Hexameris aryalis* (Poinar and Gyrisco), a mermithid parasite of the alfalfa weevil *Hypera postica* (Gyllenhal). *J. Insect Path.* 4, 469-483.
- PROESELER, G. & SCHMELZER, K. 1977. Labor- und Freilandversuche zur Übertragung des latenten Erysimum-Virus durch *Phyllotreta* Arten (Chrysomelidae). *Zentbl. Bakt. Parasit.-Kde* (Abt II) 132(8), 716-721.
- PYATAKOVA, V.L. 1928. Flea beetles. (In Russisch). *Bull. Mleev. Hort. Expt. Sta.* 11, 1-75. *RAE A* 17, 433.
- RADKEVICH, V.A. & STEPANOV, S.M. 1971. The marginal effect of the isotope and its role in the distribution of some insect species. (In Russisch). *Zh. Obshch. Biol.* 32, 480-485. *Ent. Abstr.* 2, no. 14.
- RAMBOUSEK, F. 1924. Über die Rübenschädlinge im Jahre 1924. *Z. Zuckerindustrie czechoslow. Republ.* 9/10 (35-38), 267-272, 275-279, 283-288, 291-295. *RAE A* 13, 572.
- RATHKE, B. 1953. Zur Biologie von *Hexameris albicans* (Siebold). *Veröff. Überseemus. Bremen Ser. A* 2(3), 161-210.
- REITTER, E. 1912. *Fauna Germanica: Die Käfer des Deutschen Reiches Bd. 4.* K.G. Lutz, Stuttgart.
- REMILLET, M. & VAN WAEREBEKE, D. 1975. Description et cycle biologique de *Howardula madecassa* n.sp. et *Howardula truncati* n.sp. (Nematoda: Sphaerulariidae) parasites de *Carpophilus* (Coleoptera, Nitidulidae). *Nematologica* 21(2), 192-206.
- RENKEN, W. 1956. Untersuchungen über Winterlager der Insekten. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 45, 34-106.
- RICHERSON, J.V. & DE LOACH, C.J. 1972. Some aspects of host selection by *Perilitus coccinellae*. *Ann. ent. Soc. Am.* 65(4), 834-839.
- RIDING, I.L. & HAGUE, N.G.M. 1974. Some observations on a tylenchid nematode *Howardula* sp. parasitizing the mushroom phorid *Megasalia halterata* (Phoridae, Diptera). *Ann. appl. Biol.* 78, 205-211.
- ROSSIKOV, K.N. 1916. The spring pests of cabbage - flea beetles and the simplest remedies for their control. (In Russisch). *The Agricultural Control Petrograd* 22(138), 602-606. *RAE A* 5, 88.
- ROSTRUP, S. & THOMSEN, M. 1931. *Die tierischen Schädlinge des Ackerbaus.* Bremer und Langenbuch, Berlin.
- ROOT, R.B. 1973. The organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: The fauna of collards, *Brassica oleracea*. *Ecol. Monogr.* 43(1), 95-124.
- SACHAROV, N. 1913. On the pests of mustard. (In Russisch). *Astrachan Horticultural, Market-gardener's and Agricultural Society*, 15pp. *RAE A* 1, 536.
- SACHAROV, N. 1915. Flea beetles (*Phyllotreta*) injurious to mustard crops and methods of controlling them. (In Russisch). *Entomological Station of Astrachan*, 7pp. *RAE A* 3, 212.

- SAKHAROV, N. 1929. Die Bedeutung der schädlichen Insekten für die Senfpflanze und die zum Kampfe mit ihnen möglichen Maßnahmen. (In Russisch). Zh.opuitn.Agron.Yu.-Vostoka 7(1), 53-69. RAE A 17,584.
- SCHEIDING, U. 1956. Untersuchungen zur Biologie des Kohlgallenrüsslers *Ceuthorrhynchus pleurostigma*. Z.ang.Ent. 39, 186-228.
- SCHNEIDER, A. 1875. Contributions à l'histoire des grégaires des invertébrés de Paris et de Roscoff. Archs Zool. exp.gén. 4, 493-604.
- SCHREIBER, A.F. 1916. The best remedies for the control of *Phyllotreta*. (In Russisch). Messenger of Gardening, Fruit-Growing and Market-Gardening 7(7-8), 429-431. RAE A 5, 154.
- SCHREIER, O. 1967. Kohlerdflöhe (*Phyllotreta*-Arten) und Zuckerrübe (Kurze Mitteilung). PflSchutzberichte 35, 59-61.
- SCHRÖDTER, H. & SCHEIDING, U. 1953. Die Abhängigkeit der Aktivität des Kohlgallenrüsslers (*Ceuthorrhynchus pleurostigma* Marsh.) von klimatischen Faktoren. NachrBl. dt.PflSchutzdienst N.F. 7, 143-148.
- SELIVANOVA, S.N. 1935. The study of the ecology of *Phyllotreta cruciferae* Goeze in the zone of its injurious activity. (In Russisch). Pl.Prot. 3, 96-98. RAE A 23, 614.
- SHAW, H.K.A. 1946. Recent captures of scarce or local Coleoptera in Gloucestershire. Entomologist's mon.Mag. 82, 13-15.
- SHENEFELT, R.D. 1969. Hymenopterorum Catalogus (nov.ed.) pars 4: Braconidae I. Dr.W.Junk, Den Haag.
- SHEPHARD, M.R.N. 1974. Arthropods as final hosts of nematodes and nematomorphs. An annotated bibliography 1900-1972. Technical Communication no.45 of the Commonwealth Institute of Helminthology. Commonwealth Agricultural Bureau, Farnham Royal.
- SHORT, J.R.M. 1959. A description and classification of the final instar larvae of the Ichneumonidae. Proc. U.S.Nat.Mus. 110, 391-511.
- SMITH, B.C. 1960. Note on parasitism of two coccinellids, *Coccinella trifasciata* perplexa Muls. and *Coleomegilla maculata* lengi Timb. (Coleoptera: Coccinellidae) in Ontario. Can.Ent. 92(9), 652.
- SMITH, O.J. 1952. Biology and behavior of *Microctonus vittatae* Muesebeck (Braconidae) with descriptions of its immature stages. Univ.Calif.Publs Ent. 9, 315-343.
- SMITH, O.J. 1953. Species, distribution and host records of the braconid genera *Microctonus* and *Perilitus*. Ohio J.Sci. 53, 173-178.
- SMITH, O.J. & PETERSON, A. 1950. *Microctonus vittatae* a parasite of adult flea beetles and observations on hosts. J.econ.Ent. 43, 581-585.
- SOUTHEY, J.F. 1970. Laboratory methods for work with plant and soil nematodes. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Technical Bulletin 2, London.

- SPEYER, W. 1925. *Perilitus melanopus* Ruthe (Hym., Braconidae) als Imaginalparasit von *Ceuthorrhynchus quadridens* Panz.
Zugleich eine kurze Zusammenfassung unserer bisherigen
Kenntnisse von Schlupfwespen als Parasiten der Käfer Ima-
gines. Z. angew. Ent. 11(1), 132-146.
- SRIVASTAVA, O.S. 1974. A new host record for *Phyllotreta cru-
ciferae* Goeze (Coleoptera, Chrysomelidae). Indian J. Hor-
tic, 31(1), 121.
- SRIVASTAVA, A.S., AWASTHI, B.K. & SINGH, Y.P. 1975. Inci-
dence of the flea beetle *Phyllotreta cruciferae* Goeze
(Coleoptera, Chrysomelidae) on radish crop. Indian J.
Zootomy 14(2), 67-68.
- STAMMER, H.J. 1962. Protozoen und Würmer als Parasiten der
Insekten. Dt. Ent. Z. N. F. 9(5), 441-460.
- STECHMANN, D.H. & SCHÜTTE, F. 1976. Zur Ausbreitung des
Rapsglanzkäfers (*Meligethes aeneus* F.) (Coleoptera, Niti-
dulidae) vor der Überwinterung. Anz. Schädlingsskde 49
(12), 183-188.
- SUNDBY, R. 1957. The parasites of *Phyllocnistis labyrin-
thella* Bjerk. and their relation to the population dy-
namics of the leaf-miner. Norsk ent. Tidsskr., Suppl.
2, 1-153.
- TAHVANAINEN, J.O. 1971. Population biology of crucifer
feeding flea beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). Ph.
D. Thesis Cornell Univ. 106 pp. Diss. Abst. Intern. B. 1972,
32(9), 5234.
- TAHVANAINEN, J.O. 1972. Phenology and microhabitat selec-
tion of some flea beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) on
wild and cultivated crucifers in central New York. Ent.
Scand. 3, 120-138.
- TAHVANAINEN, J.O. & ROOT, R.B. 1972. The influence of ve-
getational diversity on the population ecology of a
specialized herbivore *Phyllotreta cruciferae* (Coleop-
tera, Chrysomelidae). Oecologia 10, 321-346.
- TAYLOR, T.H. 1918. Observations on the habits of the tur-
nip flea-beetle. Entomologist 659, 83-86.
- THOMPSON, W.R. 1953. A catalogue of the parasites and pre-
dators of insect pests, sect. 2, part 2. Commonwealth
Institute of Biological Control, Ottawa.
- THORPE, W.H. 1932. Experiments upon respiration in the lar-
vae of certain parasitic Hymenoptera. Proc. R. Soc. Lond.
Ser. B 109, 450-471.
- THORPE, W.H. 1938. Further experiments on olfactory con-
ditioning in a parasitic insect. The nature of the con-
ditioning process. Proc. R. Soc. Ser. B 126, 370-397.
- THORSTEINSON, A.J. 1960. Host selection in phytophagous in-
sects. A. Rev. Ent. 5, 193-218.
- TISCHLER, W. 1968. Getreidestoppeln als Winterlager für
Kleintiere. Zool. Jb. Syst. 95, 523-541.
- TOKUNAGA, M. & KADOWSKI, S. 1949. Studies on the life
history and bionomics of *Phyllotreta vittata*. Feeding
habits of imaginal insects. Trans. Kansai Ent. Soc. 14
(2), 59-69; 15(1), 63-72; 15(2), 61-68.
- TOWNES, H. 1971. Genera of Ichneumonidae part 4; Cremasti-
nae-Diplazontinae. Mem. Am. Ent. Inst. 17.

- VARMA, B.K. 1961. Bionomics of *Phyllotreta cruciferae* Goeze (Coleoptera, Chrysomelidae). Indian J. agric. Sci. 1, 59-63. RAE A 50, 494.
- VIGGIANI, G. 1963. Osservazioni sulla morfo-biologia del *Phyllotreta mediterranea* Ferr. & Del. (Hym., Eulophidae). Entomophaga 8(3), 191-198. RAE A 53, 326.
- WACHEK, F. 1955. Die entoparasitischen Tylenchiden. Parasitologische Schriftenreihe Heft 4. Gustav Fischer, Jena.
- WALKER, M.F. 1961. Some observations on the biology of the ladybird parasite *Perilitus coccinellae* (Schränk) (Hym., Braconidae) with special reference to host selection and recognition. Entomologist's mon. Mag. 97, 240-244.
- WARCHALOWSKI, A. 1973. Zweiter Beitrag zur Kenntnis der Halticiden Nordpersiens. Pol. Pismo Ent. 43(4), 659-687. Ent. Abstr. 5(10), no. 5E6237.
- WARCHALOWSKI, A. 1974a. Übersicht der Blattkäfer Bulgariens. (Coleoptera, Chrysomelidae). Pol. Pismo Ent. 44(3), 473-542. Ent. Abstr. 6(8), no. 6E5038.
- WARCHALOWSKI, A. 1974b. Die in der Mongolei erbeuteten Halticinen (Coleoptera, Chrysomelidae). Fragm. Faun. 20(5), 53-60. Ent. Abstr. 6(6), no. 6E3908.
- WEBER, H. 1966. Grundriß der Insektenkunde. Gustav Fischer, Stuttgart.
- WEISER, J. 1961. Die Mikrosporidien als Parasiten der Insekten. Monogr. z. angew. Ent. 17, 1-149. Paul Parey, Hamburg & Berlin.
- WELCH, H.E. 1959. Taxonomy, life cycle, development and habits of two new species of Allantonematidae (Nematoda) parasitic in drosophilid flies. Parasitology 49(1/2), 83-103.
- WELCH, H.E. 1963. Nematode infections. In: Steinhaus, E.A.: Insect pathology, an advanced treatise, vol. III. Academic Press, London & New York.
- WELCH, H.E. 1965. Entomophilic nematodes. A. Rev. Ent. 10, 275-302.
- WESTDAL, P.H. & ROMANOW, W. 1972. Observations on the biology of the flea beetle *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera, Chrysomelidae). Manit. Ent. 6, 35-45.
- WHITE, R.E. 1970. Authorship of the genus *Phyllotreta* (Col., Chrysomelidae). Proc. ent. Soc. Wash. 72, 388-389.
- WYLIE, H.G. 1979. Observations on distribution, seasonal life history, and abundance of flea beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) that infest rape crops in Manitoba. Can. Ent. 111(2), 1345-1353.
- ZORIN, P.V. 1937. *Eulophus pectinicornis* L. an external parasite of the larvae of noctuids. (In Russisch). Bull. Sta. rég. Prot. Plantes 7(3), 2-18. RAE A 25, 604.
- ZWETKOW, W.N. 1929. Zur Gregarinenfauna der Insekten von Peterhof und dessen Umgebung. Trav. Inst. Sci. Nat. Peterhof 6, 155-198.

Lebenslauf

Am 15.4.50 wurde ich als Tochter des Dr.med. Otto Sommer und seiner Ehefrau Dr.med.dent. Aennie Sommer in Krefeld-Uerdingen geboren. Nach dem Besuch der Volksschule und des Gymnasiums begann ich im Wintersemester 1968/69 in Marburg mit dem Studium der Biologie. Im Anschluß an das Vordiplom erfolgte im Wintersemester 1970/71 ein Wechsel zur Universität Freiburg. Dort legte ich im Sommer 1974 die Diplomprüfung in der Fächerkombination Zoologie (Hauptfach), Limnologie, Mikrobiologie und Geologie ab. Im Winter 1974 begann meine Dissertation am Commonwealth Institute of Biological Control (CIBC) in Delémont (Schweiz). Seit dem Frühjahr 1978 bin ich dort als Projektentomologe angestellt.

